no.7 (2003)
LIBRARY
NOAA, NMFS Honolulu Lab.
2570 Dole St.
Honolulu, Hawaii 96822-2396

ISSN 1346-9894

水研センター研報
Bull.Fish.Res.Agen.

水産総合研究センター
研究報告

7
平成15年3月

BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 7
March 2003

独立行政法人 水産総合研究センター
神奈川県横浜市
FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan

水産総合研究センター研究報告

第7号　　平成15年3月

目　　次

（報　文）

メカジキ（*Xiphias gladius*）の吻内部に見られる2型の生物学的検討及び大西洋南北系群間の遺伝的差異

野原健司・岡村　寛・中立元樹・平松一彦・鈴木伸明・岡崎　誠・張　成年 …… 1

漂流ブイ観測による東シナ海表面吹送流の変動特性

小松幸生・川崎　清 …… 14

（博士号論文）

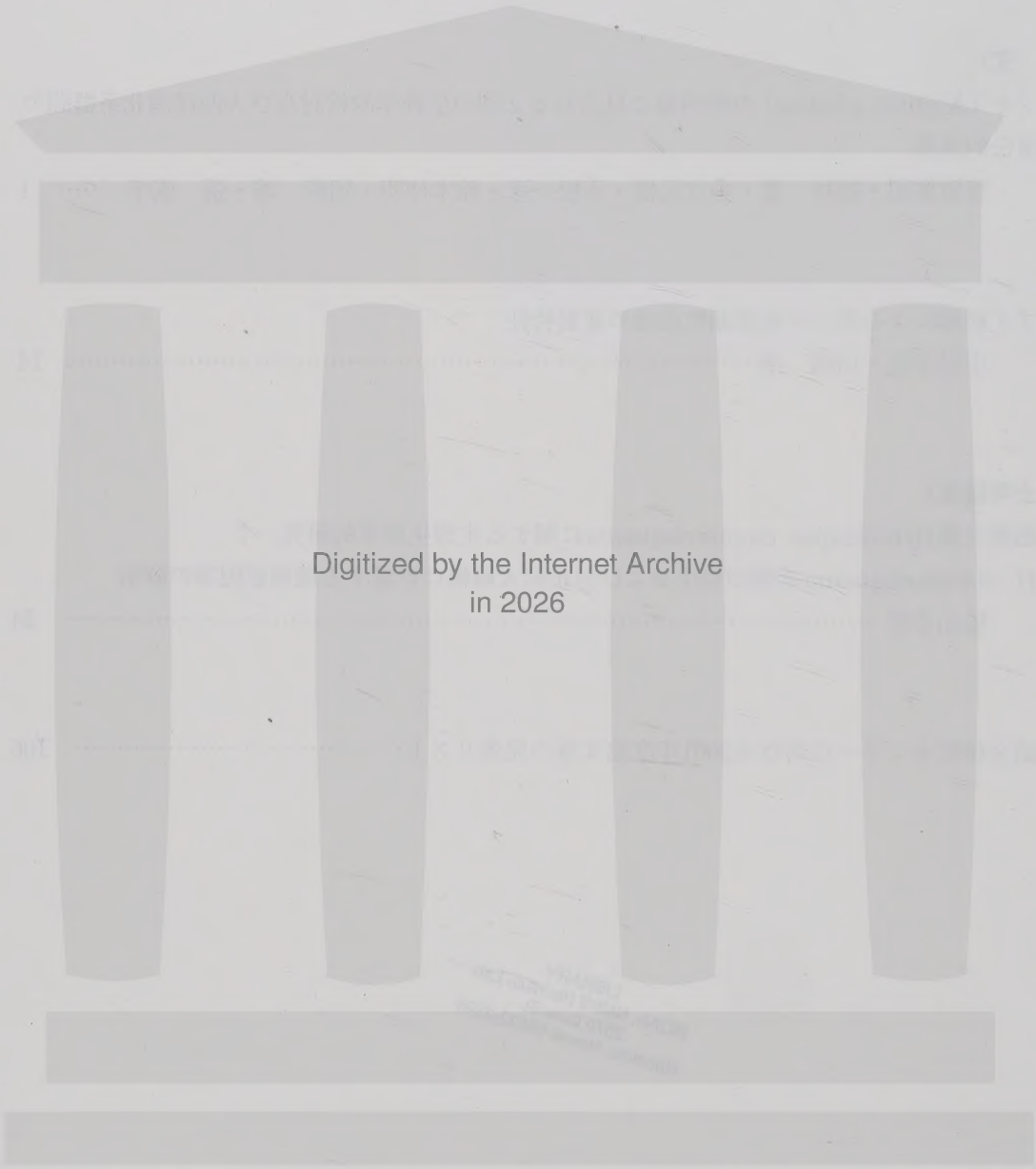
有害渦鞭毛藻*Heterocapsa circularisquama*に関する生理生態学的研究－I

*H. circularisquama*赤潮の発生および分布拡大機構に影響する環境要因等の解明

松山幸彦 …… 24

水産総合研究センターにおける2001年度論文等の発表リスト …… 106

LIBRARY
NOAA, NMFS Honolulu Lab.
2570 Dole St.
Honolulu, Hawaii 96822-2396



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/bulletin-japan-fisheries-research-education-agency_2003-03_7

水研センター研報，第7号，1−13，平成15年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 7, 1-13, 2003

メカジキ（*Xiphias gladius*）の吻内部に見られる2型の生物学的検討及び大西洋南北系群間の遺伝的差異

野原健司[*1]，岡村 寛[*2]，中立元樹[*2,3]，平松一彦[*2]，鈴木伸明[*2,3]，岡崎 誠[*4]，張 成年[*2]

Biological investigation on two types of bill internal structure of swordfish (*Xiphias gladius*) and genetic differentiation between the North and South Atlantic stocks

Kenji NOHARA[*1], Hiroshi OKAMURA[*2], Motoki NAKADATE[*2,3], Kazuhiko HIRAMATSU[*2], Nobuaki SUZUKI[*2,3], Makoto OKAZAKI[*4] and Seinen CHOW[*2]

Abstract It has been claimed that the frequencies of two distinct bill internal structures (chamber and channel types) of swordfish (*Xiphias gladius*) may vary among localities and be an index for the stock structure. Genetic analyses have revealed stock structuring in this species, and genetic variation at calmodulin gene locus (*CaM*) indicated presence of two genetically separated stocks (north and south) in the Atlantic. In this study, frequency of the bill types was compared between localities, sexes and body size classes, and genetic variation in nuclear and mitochondrial gene loci were compared between the bill types, and genetic differentiation in these loci within and between local samples were investigated. There was no significant difference in the frequency of two bill types among samples from Atlantic, Indian and Pacific Oceans as well as between sexes. No genetic difference between chamber and channel types was observed in all gene loci. In all samples, chamber type was more frequently observed in smaller size class than in larger size class. These suggest that the frequency of the two types is independent of stock structure and sex. Considerably large genetic differentiation at *CaM* locus was observed between north (north of 20°N) and south (south of 10°N) Atlantic samples. On the other hand, differentiation among samples within locality was very little among years (1990 to 1998 in north, and 1994 to 1999 in south). The results of genetic analysis indicated that the north and south Atlantic stocks of swordfish were genetically isolated with little gene flow and migration.

Key words: swordfish, bill internal structure, genetic stock structure

カジキ類は大きく2科（メカジキ科，マカジキ科）に分けられる（Nakamura, 1983）。そのうちメカジキ（*Xiphias gladius* Linnaeus）は1科1属1種であり，その分布は非常に広く地中海を含む全大洋の熱帯域から亜寒帯域まで生息する。本種は水産上非常に重要な魚種のひとつであり，FAO統計によれば2000年の総漁獲量は105,000トンである。メカジキ資源の管理は大洋ごとに行われているが，大洋内でも南北半球や東西に

2002年10月15日受理（Received on October 15, 2002）
水産総合研究センター業績 A 第33号（Contribution No. A 33 from the Fisheries Research Agency.）
*1 東海大学海洋学部 〒424-8610 静岡県清水市折戸3-20-1（Faculty of Marine Science, Tokai University, 3-20-1, Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8610, Japan）
*2 遠洋水産研究所 〒424-8633 静岡県清水市折戸5-7-1（National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1, Orido, Shimizu, Shizuoka 424-8633, Japan）
*3 重点研究支援協力員（科学技術振興事業団）
*4 農林水産研究計算センター 〒305-0856 茨城県つくば市観音台2-1-2（Computer Center for Agriculture, Forestry & Fisheries Research, 2-1-2, Kannon-dai, Tsukuba, Ibaraki 305-0856, Japan）

区分して資源評価を行う場合もみられる（Bartoo and Coan, 1989; Miyake and Rey 1989; Skillman, 1989）。しかしながら，このような管理単位には，明確に独立した変動単位としての系群といった集団を扱っているという裏づけはなく便宜上の区分である場合が多い。管理単位を本質的なものとするため回遊範囲の把握や系群を認識することを目的とした標識放流調査や異なる海域で漁獲された個体の寄生虫相の比較及び集団遺伝学的調査が行われてきた。

1993年に米国東岸及び北西大西洋で標識放流された1,317個体のメカジキのうち42個体が再捕されたがこれらは全て北大西洋からのものであった（Jones *et al.*, 1995）。Castro *et al.*（1998）は北西と南東大西洋のメカジキ個体の寄生虫相を比較し，これら2海域標本間で寄生虫組成が大きく異なることを報告している。ミトコンドリアDNA（mtDNA）多型を用いた遺伝学的調査では，地中海個体群が遺伝的に孤立した集団であること，大西洋とインドー太平洋標本間で遺伝子頻度に有意な差異があること，が明らかにされている（Kotoulas *et al.*, 1995; Rosel and Block, 1995; Alvarado-Bremer *et al.*, 1996; Chow *et al.*, 1997; Chow and Takeyama, 2000）。さらに，大西洋内では北緯20度以北と北緯10度以南の標本間で大きな遺伝的差異を示す多型的核DNAマーカーが発見されている（Chow and Takeyama, 2000）。この核DNAマーカーはカルモデュリン遺伝子（*CaM*）の第4イントロンにおける一塩基多型（SNP）によるものであり，大西洋北部標本では対立遺伝子*A*及び*B*の頻度がそれぞれ約50％である一方，南部標本では*A*の頻度が約90％という大きな差異を示すものである。このように，標識放流，寄生虫相及び遺伝学的分析から大西洋のメカジキには2つの系群が南北に存在することが示されたが，これら系群の境界と交流程度，そして異なる系群からの個体の回遊範囲を把握する必要がある。そのためには，海域内および海域間での長期間にわたる遺伝子頻度の変動と安定性について検討しなければならない。

一方，形態学的変異を系群識別に応用する試みも行われてきた。メカジキには他のカジキ類とは異なる特徴が多く見られる。本種に特徴的な形態としては体表に鱗を持たないことや腹鰭がないことなどが挙げられる。また，メカジキの吻は長く，そして著しく縦扁しているのに対し，マカジキ科カジキ類の吻は短く円筒状を呈している。この長く扁平化している形態は，摂餌行動の際に吻を左右に振って餌を切りつけるのに適していると想定されている（富永，1967; Scott and Tibbo, 1968）。メカジキ吻の内部構造には，腔洞のあるものと腔洞のないものといった形態的に顕著な2型があることが古くから漁業関係者に知られてきた。Carey（私信）は太平洋メキシコ沿岸と大西洋のニューヨーク沖で漁獲されたメカジキ標本の吻の内部構造の観察からこれら2型の出現頻度が海域によって異なる可能性を示唆し，系群識別のための形態的指標となる可能性があると考え，より広い海域標本に基づく調査をよびかけてきた。矢富（1988）はインド洋，北西太平洋及び南太平洋で漁獲されたメカジキ標本の吻を調査し，これら2型が性特異的に出現する形質ではないが雌における2型頻度分布には海域差がある可能性を示唆している。また，2型間での成長様式には差異がないことを報告している。Di Natale *et al.*（1996）は地中海メカジキの吻を調査し，2型が性と関連する形質ではないこと，2型間で形態学的な差異は無いことを報告している。しかしながら，これらの研究に用いた標本数は限られており太平洋，大西洋，インド洋といった広範囲な海域標本を用いた検討及び2型間での遺伝学的分析は行われていない。

本研究では乗船科学オブザーバー調査によって新たに得られた大西洋と太平洋メカジキ標本を用いて，吻内部の2型の出現頻度が海域間や雌雄間及び体長区分で差異があるかどうか，2型間に遺伝学的な差があるかどうかについて検討するとともに，大西洋の南北標本間で発見された遺伝的差異が長い期間にわたって安定しているかどうかについて解析した結果を報告する。

材料と方法

メカジキ標本

本研究で分析に供したメカジキ標本は，1998年4月から1999年8月までに，北西大西洋，中部北大西洋及び南西太平洋で操業した延縄船に乗船した科学オブザーバーにより採集されたものである（Table 1）。船上で漁獲位置，雌雄，体長（眼窩長：眼窩後縁から尾叉）を記録した後，個体ごとに吻及び筋肉標本が採取され凍結された。輸送の簡便化のため吻標本の多くは吻中央部付近から前後約10cm計20cmにわたって切り出されたものであり，一部は吻基部から先端までの全体標本であった。冷凍されている吻を2～3時間室温で放置し解凍した後，正中線に沿って切断して内部構造を観察し腔洞の有無で2型に分類した。吻と筋肉標本が揃っている場合がほとんどであったが筋肉標本が欠けている場合は吻断面内部の外縁に沿って通る導管から血液を採取した。

DNAの抽出と分析

筋肉及び血液からのtotal DNAの粗抽出は市販のDNA抽出キット（Sepa Gene, 三光純薬）を用いて行っ

Table 1. Catch locality and date of swordfish samples used in this study

Locality	Latitude	Longitude	Date	Sample size
Atlantic				
Northwest (NWA98)	35.6～42.9N	45.6～71.1W	1998.4.26～1998.7.30	61
Tropical north (TNA99)	2.8～10.2N	21.2～33.0W	1999.1.8～1999.4.8	90
Pacific				
Southwest (SWP99)	36.4～42.9S	152.9～159.3E	1999.5.13～1999.8.2	120

た。抽出したDNA標本を用いて，ミトコンドリアDNA（mtDNA）の*D-loop*を含む領域，核DNA（nDNA）のカルモデュリン（*CaM*）遺伝子の第4イントロン，クレアチンキナーゼ（*CK*）遺伝子の第6イントロンの計3遺伝子座をPCR法によって増幅した。PCR増幅に用いたプライマーは，Palumbi *et al.*（1991）によるCB3R-Lと12SAR-H（*D-loop*），Chow（1998）とChow and Takeyama（2000）によるCaLMex4FとCaLMex5R（*CaM*），及びChow and Takeyama（1998）によるCKSWFとCKSWR（*CK*）である。*D-loop*遺伝子座に対しては制限酵素*Alu* I，*Rsa* Iを，*CaM*遺伝子座に対しては*Bst* UIを用いて制限酵素切断片長多型（RFLP）分析を行った。*CK*遺伝子座ではPCR増幅産物に長さ多型が報告されている（Chow and Takeyama, 1998）。制限酵素処理した*D-loop*及び*CK*増幅断片の電気泳動には2.5%のBioGel（Bio101），制限酵素処理した*CaM*断片には1%のAgarose（GIBCO BRL）を用いエチジウムブロマイドを含む0.5×TBE緩衝液中で2～4時間泳動した。泳動像を撮影した後に遺伝子型を決定した。

統計解析

標本間での吻2型頻度の比較及び吻2型間での*D-loop*遺伝子頻度の比較には、いくつかのセルの期待度数が小さい場合があるためモンテカルロシュミレーション（1,000回）によるχ^2 test（Roff and Bentzen, 1989）を用いた。比較のために矢富（1988）によるインド洋と太平洋標本の2型出現頻度データを用いた。2型間での*CaM*と*CK*遺伝子頻度の同質性検定にはPOPGENE Version1.31（Yeh *et al.*, 1997）によるχ^2 testを用いた。

集団遺伝学的解析については，今回の分析結果とChow *et al.*（1997）とChow and Takeyama（2000）による*D-loop*と*CaM*遺伝子座のデータを統合し，海域内標本及び海域標本の遺伝子頻度を時空間的に比較した。*D-loop*と*CaM*遺伝子座に対してそれぞれχ^2 testを用いて解析した。

有意水準は5%としたが、多重検定の場合には組み合わせ数の逆数を5%に乗した有意水準（Bonferroni補正）とした（Rice, 1989）。

結　果

吻の内部構造

矢富（1988），Di Natale *et al.*（1996），Fierstine and Voigt（1996）による観察結果と同様に，吻内部には腔洞があるものと腔洞の無いものという顕著な2型が確認された（Fig. 1）。2型には共通して外縁に沿って通る導管が見られた。矢富（1988）は，腔洞がある型について"不定型の腔所"，腔洞が無い型については"中央にやや細い導管がある"という特徴を指摘しており，本研究ではそれに従ってそれぞれ腔所型（chamber type）及び導管型（channel type）と呼ぶこととする。典型的な腔所型は吻の付け根から先端にいたるまで，連続的な腔所が整然と並んでおり，その中にはゼラチン状の物質が観察された（Fig. 2）。また，腔所の形態は一様ではなく円形のものから，方形に近いもの，不定形のもの，複数の腔所が繋がっているものまで幅広い形態的変異が見られた。ごく小さな腔所がわずかに点在する型も観察されたが，少数であったため分析からは除外し，典型的な2型のみを用いた。

海域間での2型頻度の比較

各海域標本における吻2型出現頻度をTable 2に示した。矢富（1988）の南西（New Zealand）及び南東太平洋のデータはプールし南太平洋標本（SP）として扱った。腔所型の出現率は最低でインド洋の29.7%から最高で北西太平洋の50%までの範囲であった。全海域標本で腔所型の出現率が低い傾向が見られたが，2型の出現頻度に関して海域標本間で統計的に有意な異質性はみられなかった（P=0.562）。

雌雄間での吻2型頻度の比較

本研究で用いた北西大西洋（NWA98），熱帯北大西

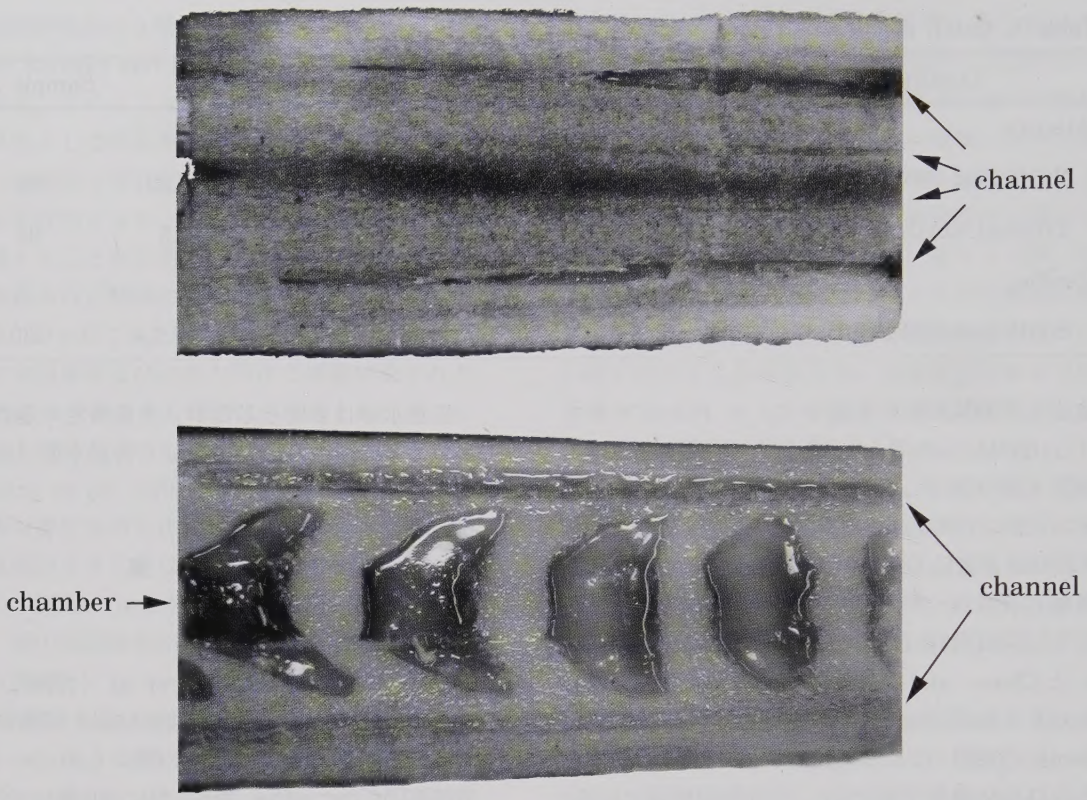


Fig. 1. Horizontal transverse section of central part of the swordfish bill, showing channel type (top) and chamber type (bottom)

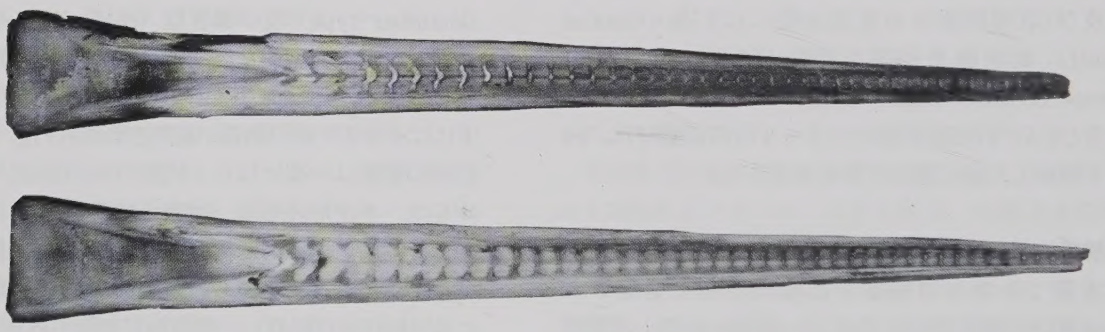


Fig. 2. Horizontal transverse section throughout entire length of chamber type bill of the swordfish

Table 2. Frequency of two types of bill internal structure of six swordfish samples

Type	Atlantic		Indian	Pacific		
	NWA98	TNA99	Indian*	NWP*	SWP99	SP*
Chamber	25 (41.0)	38 (42.2)	11 (29.7)	21 (50.0)	46 (38.3)	12 (36.4)
Channel	36 (59.0)	52 (57.8)	26 (70.3)	21 (50.0)	74 (61.7)	21 (63.6)
Total	61	90	37	42	120	33

* Data were derived from Yatomi (1988). Parentheses represent % frequency.

洋（TNA99），南西太平洋（SWP99）及び雌雄データがある矢富（1988）のインド洋（Indian）及び南太平洋（SP）標本データを用いた（Table 3）。性別不明の標本があるためTable 3の個体数はTable 2のものより少ない。各海域標本内では雌雄間での2型出現頻度に差異は見られなかった（$P>0.2$）。さらに海域標本間で吻2型頻度に差異が観察されなかったため，全海域標本をプールしたところ雄での腔所型出現率は34.6%，雌では38.1%であり，雌雄間で吻2型の出現頻度において有意な異質性は見られなかった（$P=0.731$）。

体長階級間での吻2型頻度の比較

北西大西洋（NWA98），熱帯北大西洋（TNA99），南西太平洋（SWP99）の3海域標本を用いて，人為的に体長階級を設定し体長階級間での吻2型出現頻度の比較を行った。体長はメカジキの大部分が性成熟に達するといわれる150cmを境に2階級に分けた場合とさらに細かく130cm未満，130cm以上170cm未満，170cm以上の3階級に分けた場合について，体長階級間での吻2型頻度について比較した。全ての海域標本で体長が小さい階級で腔所型の出現率が高い傾向が見られたが，階級間で有意な異質性は見られなかった。海域間及び雌雄間で吻2型の出現頻度に差異はないことから，3海域標本をプールした（Table 4）。3階級に分けた場合では階級間で有意な異質性が見られなかったが（$P=0.34$），2階級に分けた場合においては150cm未満の体長階級での腔所型の出現率が高い傾向が見られた（$P=0.067$）。

吻2型間での遺伝子頻度の比較

mtDNAの*D-loop*領域の制限酵素切断型類別はChow *et al.*（1997）に従った。*Alu* I，*Rsa* I処理及びこれら2酵素による切断型を組み合わせた場合について，北西大西洋（NWA98），熱帯北大西洋（TNA99），南西太平洋（SWP99）の3海域標本における吻2型の遺伝子頻度をTable 5に示した。いずれの海域標本においても吻2型間の遺伝子頻度に有意差は見られなかった（$P>0.6$）。

核DNAの*CaM*及び*CK*遺伝子座における海域標本ごとの吻2型の遺伝子型及び遺伝子頻度をTable 6に示した。太平洋標本の*CaM*遺伝子座には変異が見られず，分析した95個体全てが*AA*のホモ接合体であったことが報告されているため（Chow and Takeyama, 2000），北西大西洋（NWA98）および熱帯北大西洋（TNA99）の2海域標本を分析した。Chow and Takeyama（1998, 2000）と同様に*CaM*及び*CK*遺伝子座それぞれにおいて2種類の対立遺伝子が観察された。*CaM*遺伝子座における対立遺伝子*A*の頻度は北西大西洋標本で0.456～0.591，中部北大西洋標本で0.89～0.912と海域差が大きいが，それぞれの海域標本においては吻2型間

Table 3. Comparison of number of chamber and channel type individuals between male (M) and female (F)

	Atlantic				Indian		Pacific				Total	
	NWA98		TNA99		Indian*		SWP99		SP*			
	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
Chamber	1	15	6	28	2	8	7	17	2	6	18	74
	(33.3)	(35.7)	(42.9)	(41.2)	(28.6)	(32.0)	(46.7)	(37.0)	(15.4)	(46.2)	(34.6)	(38.1)
Channel	2	27	8	40	5	17	8	29	11	7	34	120
	(66.7)	(64.3)	(57.1)	(58.8)	(71.4)	(68.0)	(53.3)	(63.0)	(84.6)	(53.8)	(65.4)	(61.9)
P	1		1		1		0.562		0.204		0.731	

* Data were derived from Yatomi (1988). Parentheses represent % frequency.

Table 4. Comparison of number of chamber and channel type individuals among body size classes

Size class	chamber	channel	total	Size class	chamber	channel	total
<150cm	69 (46.3)	80 (53.7)	149	<130cm	43 (47.3)	48 (52.7)	91
≥150cm	37 (34.6)	70 (65.4)	107	130cm≤ <170cm	39 (39.8)	59 (60.2)	98
				≥170cm	24 (35.8)	43 (64.2)	67
P	0.067			0.34			

Parentheses represent % frequency

Table 5. Mitochondrial DNA *D-loop* genotype frequencies between chamber and channel types within local samples of swordfish

Genotype	NWA98		TNA99		SWP99	
	Chamber	Channel	Chamber	Channel	Chamber	Channel
Alu I						
A	11(50.0)	13(36.1)	11(39.3)	19(48.7)	18(64.3)	34(63.0)
B	3(13.6)	3(8.3)	3(10.7)	3(7.7)	4(14.3)	8(14.8)
C	7(31.8)	18(50.0)	12(42.9)	13(33.3)	5(17.8)	11(20.4)
D	1(4.6)	2(5.6)	2(7.1)	4(10.3)	1(3.6)	1(1.9)
Sample size	22	36	28	39	28	54
P	0.634		0.768		1	
Rsa I						
A	8(36.4)	15(42.9)	10(33.3)	16(36.4)	13(44.8)	26 (48.2)
B	2(9.1)	1(2.9)	0(0.0)	2(4.6)	0(0.0)	2 (3.7)
C	10(45.3)	16(45.5)	16(53.4)	22(49.9)	13(44.8)	18 (33.3)
D	0(0.0)	1(2.9)	1(3.3)	0(0.0)	1(3.5)	4(7.4)
E	1(4.6)	1(2.9)	3(10.0)	4(9.1)	2(6.9)	4(7.4)
F	0(0.0)	1(2.9)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
G	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
H	1(4.6)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Sample size	22	35	30	44	29	54
P	0.844		0.637		0.703	
Alu I/*Rsa* I						
AA	5(22.5)	7(20.0)	4(14.8)	4(10.8)	5(17.9)	16(30.0)
AB	1(4.6)	1(2.9)	0(0.0)	1(2.7)	0(0.0)	0(0.0)
AC	4(18.2)	4(11.4)	6(22.2)	12(32.5)	11(39.3)	14(26.4)
AE	1(4.6)	0(0.0)	0(0.0)	1(2.7)	2(7.1)	3(5.7)
AF	0(0.0)	1(2.9)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
BA	1(4.6)	2(5.7)	2(7.4)	2(5.4)	2(7.1)	5(9.4)
BC	1(4.6)	0(0.0)	0(0.0)	1(2.7)	2(7.1)	2(3.8)
BD	0(0.0)	1(2.9)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
BE	0(0.0)	0(0.0)	1(3.7)	0(0.0)	0(0.0)	1(1.9)
BH	1(4.6)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
CA	1(4.6)	5(14.3)	3(11.1)	6(16.2)	4(14.3)	3(5.7)
CB	1(4.6)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	2(3.8)
CC	5(22.5)	11(31.2)	7(26.0)	6(16.2)	0(0.0)	2(3.8)
CD	0(0.0)	0(0.0)	1(3.7)	0(0.0)	1(3.6)	4(7.6)
CE	0(0.0)	1(2.9)	1(3.7)	1(2.7)	0(0.0)	0(0.0)
DA	1(4.6)	1(2.9)	1(3.7)	2(5.4)	1(3.6)	1(1.9)
DC	0(0.0)	1(2.9)	1(3.7)	1(2.7)	0(0.0)	0(0.0)
Sample size	22	35	27	37	28	53
P	0.973		0.901		0.629	

Parentheses represent % frequency

Table 6. Comparison of genotype[*1] and allele[*2] frequencies at *CaM* and *CK* gene loci between chamberand channel types of swordfish

Locus	NWA98		TNA99		SWP99	
	Chamber	Channel	Chamber	Channel	Chamber	Channel
CaM						
AA[*1]	7 (31.8)	8 (23.5)	28 (82.3)	40 (80.0)		
AB	12 (54.6)	15 (44.1)	6 (17.7)	9 (18.0)		
BB	3 (13.6)	11 (32.4)	0 (0.0)	1 (2.0)		
Sample size	22	34	34	50		
A[*2]	0.591	0.456	0.912	0.890		
B	0.409	0.544	0.088	0.110		
P	0.163		0.646			
CK						
AA[*1]	2 (9.5)	3 (8.6)	6 (15.0)	8 (18.2)	4 (9.0)	9 (12.5)
AB	10 (47.6)	19 (54.3)	20 (50.0)	16 (36.4)	20 (45.5)	37 (51.4)
BB	9 (42.9)	13 (37.1)	14 (35.0)	20 (45.4)	20 (45.5)	26 (36.1)
Sample size	21	35	40	44	44	72
A[*2]	0.333	0.357	0.400	0.363	0.318	0.382
B	0.667	0.643	0.600	0.636	0.682	0.618
P	0.798		0.628		0.326	

Parentheses represent % frequency

の遺伝子頻度に有意差は見られなかった（$P>0.1$）。*CK*遺伝子座では北西大西洋（NWA98），熱帯北大西洋（TNA99），南西太平洋（SWP99）の3域海域標本の対立遺伝子*A*の頻度は0.318～0.4の範囲で大きな海域間差はみられず，またいずれの海域標本においても吻2型間の遺伝子頻度に有意差は見られなかった（$P>0.3$）。

海域内標本間及び海域標本間の遺伝的分化

Chow *et al.*（1997）とChow and Takeyama（2000）によるmtDNA *D-loop*及び*CaM*遺伝子座における多型を用いたメカジキの遺伝学的解析結果と今回分析した標本のデータを統合し，海域内標本間及び海域標本間での遺伝子頻度の時空間的変動について検討した。標本の区分は大西洋北緯20度以北，大西洋北緯10度以南，インド洋，太平洋とした。

1）mtDNA *D-loop*遺伝子座

大西洋北緯20度以北では1990年から1998年の4標本間，大西洋北緯10度以南では1994年から1999年の5標本間，インド洋では1992年から1997年の3標本間，太平洋では1991年から1999年の7標本間でそれぞれ*D-loop*遺伝子頻度に異質性は見られなかった（$P>0.08$）（Table 7）。そのため，各海域ごとで全ての年度標本データをプールし，北大西洋（NA），南大西洋（SA），インド洋（I），太平洋（P）の4海域標本データセットを作成した（Table 8）。4海域間の異質性は極めて高いことが示された（$P<0.001$）が、ペアワイズでの比較では南北大西洋標本間（$P>0.24$）及びインド太平洋標本間（$P>0.027$）では異質性は検出されなかった。*Rsa* I消化による遺伝子頻度比較でインド洋と南大西洋標本間で有意差が見られなかったケース（$P=0.25$）以外，大西洋標本とインドー太平洋標本間には大きな異質性が見られた（$P<0.004$）。

2）*CaM*遺伝子座

大西洋北緯20度以北では1990年から1998年にわたる4標本，大西洋北緯10度以南では1994年から1999年の5標本の全てはそれぞれHardy-Weinberg平衡にあった。全9標本の遺伝子頻度はかなり異質であることが示されたが（$P<0.001$），大西洋北緯20度以北4年度標本間，大西洋北緯10度以南の5年度標本間にはそれぞれ異質性は見られなかった（$P>0.121$）（Table 9）。そのため，それぞれの標本をプールし，北緯20度以北の北大西洋（NA），北緯10度以南の南大西洋（SA）の2海域標本とし，参考のためChow and Takeyama（2000）による地中海（MED）とインドー太平洋のデータ（I-P）を加えたデータセットをTable 10に示した。これら統合データそれぞれでは遺伝子型頻度観察値の分布はHardy-Weinberg比による期待値とよく一致していた（$P>0.6$）。対立遺伝子頻度に関しては，地中海標本では*A*の頻度が0.347，北大西洋標本では0.507である一方，南大西洋標本では0.886そしてインドー太平洋で

Table 7. Genotype frequencies at mtDNA *D-loop* locus of 19 samples of swordfish (*Xiphias gladius*)

	North Atlantic (north of 20°N)				South Atlantic (south of 10°N)				
Genotype	NWA98 35～43N 45～71W	NWA97 37～41N 48～67W	NWA93 20～30N 57～90W	NWA90 38～40N 59～72W	TNA99 2～10N 21～33W	TNA97 5～8N 8～21W	TSA97 5～11S 2E～8W	Brazil96 20～33S 28～46W	Brazil94 20～30S 35～50W
Alu I									
A	27	6	8	8	30	6	24	25	30
B	7	0	3	1	6	4	5	4	3
C	29	10	18	15	25	18	19	23	25
D	3	1	0	3	6	0	2	0	1
Sample size	66	17	29	27	67	28	50	52	59
P	0.443				0.084				
Rsa I									
A	25	2	7	4	26	6	13	16	20
B	3	0	2	0	2	2	0	1	2
C	32	15	18	21	38	18	30	29	32
D	1	1	0	0	1	2	1	1	3
E	2	0	1	2	7	0	1	4	5
F	1	1	0	0	0	0	3	0	1
G	0	0	1	0	0	0	0	0	0
H	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sample size	65	19	29	27	74	28	48	51	63
P	0.186				0.242				
Alu I /*Rsa* I									
AA	13	0	3	2	8	2	5	9	12
AB	2	0	0	0	1	0	0	0	0
AC	10	5	5	5	18	4	16	11	16
AD	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AE	1	0	0	0	1	0	0	3	1
AF	1	1	0	0	0	0	2	0	1
BA	4	0	3	1	4	1	4	4	2
BB	0	0	0	0	0	2	0	0	0
BC	1	0	0	0	1	1	0	0	1
BD	1	0	0	0	0	0	0	0	0
BE	0	0	0	0	1	0	0	0	0
BH	1	0	0	0	0	0	0	0	0
CA	6	0	1	1	9	3	3	3	5
CB	1	0	2	0	0	0	0	1	1
CC	20	9	13	12	13	13	13	17	12
CD	0	1	0	0	1	2	1	1	3
CE	1	0	1	2	2	0	1	1	4
CF	0	0	0	0	0	0	1	0	0
CG	0	0	1	0	0	0	0	0	0
CH	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DA	2	1	0	0	3	0	1	0	0
DB	0	0	0	0	0	0	0	0	1
DC	1	0	0	3	3	0	1	0	0
DD	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sample size	65	17	29	26	65	28	48	50	59
P	0.28				0.095				

Table 7. (continued)

Indian Ocean			Pacific						
Seychel	Sjava95	SriLanka	SWP99	SWP94	Japan	Hawaii	Mexico	Ecuador	Peru
1997	16～17S	1992	36～43S	30～38S	24～35N	0～12N	24～27N	1N	8～18S
n/a	118～119E	n/a	153～159E	154～179E	144～154E	165W	113-115W	79W	84～124W
15	24	16	54	19	26	30	21	13	34
1	4	4	13	6	9	8	10	1	8
4	9	5	19	6	9	13	4	7	9
0	0	3	3	0	1	0	0	0	2
20	35	28	89	31	45	51	35	21	53
	0.238					0.734			
6	16	8	43	15	17	20	15	7	19
2	1	0	3	2	3	6	3	2	2
11	15	17	32	10	23	20	15	6	20
0	1	0	5	2	0	2	2	3	4
1	4	1	6	1	1	3	0	2	7
0	0	1	0	1	1	0	0	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
20	37	28	89	31	45	51	35	21	53
	0.45					0.449			
5	8	4	23	9	10	9	8	6	9
2	0	0	0	2	2	2	2	1	2
7	11	11	25	6	12	16	10	4	18
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1	3	0	5	1	1	3	0	2	4
0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
0	4	1	8	3	3	7	4	0	6
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
1	0	3	4	3	5	1	4	1	0
0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	4	2	7	3	3	4	2	1	4
0	1	0	3	0	0	4	1	1	0
2	3	1	3	1	6	3	1	1	2
0	0	0	6	2	0	2	0	3	2
0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	3	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
20	36	27	88	31	45	51	34	21	53
	0.283					0.08			

Table 8. Genotype frequency at mtDNA *D-loop* locus of four swordfish samples and pair-wise *P* values between samples

Genotype	Atlantic		Indian	Pacific	Pair-wise *P*			
	NA	SA	I	P		NA	SA	I
Alu I								
A	43(35.3)	115(44.9)	55(64.7)	197(60.6)	SA	0.339		
B	11(9.0)	22(8.6)	9(10.6)	55(16.9)	I	<0.001	0.004	
C	62(50.8)	110(43.0)	18(21.2)	67(20.6)	P	<0.001	<0.001	0.461
D	6(4.9)	9(3.5)	3(3.5)	6(1.9)				
Sample size	122	256	85	325				
Rsa I								
A	36(29.8)	81(30.7)	30(34.9)	136(41.8)	SA	0.323		
B	5(4.1)	7(2.7)	3(3.5)	21(6.5)	I	<0.001	0.25	
C	71(58.8)	147(55.7)	43(49.9)	126(38.8)	P	<0.001	<0.001	0.027
D	1(0.8)	8(3.0)	1(1.2)	18(5.5)				
E	5(4.1)	17(6.4)	6(7.0)	20(6.2)				
F	1(0.8)	4(1.5)	1(1.2)	4(1.2)				
G	1(0.8)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)				
H	1(0.8)	0(0.0)	2(2.3)	0(0.0)				
Sample size	121	264	86	325				
Alu I /*Rsa* I								
AA	18(13.1)	27(13.5)	17(20.2)	74(22.9)	SA	0.24		
AB	2(1.5)	1(0.5)	2(2.4)	11(3.4)	I	<0.001	<0.001	
AC	25(18.3)	54(27.0)	29(34.4)	91(28.3)	P	<0.001	<0.001	0.045
AD	0(0.0)	0(0.0)	1(1.2)	0(0.0)				
AE	1(0.7)	2(1.0)	4(4.8)	16(5.0)				
AF	2(1.5)	3(1.5)	1(1.2)	3(0.9)				
BA	8(5.8)	11(5.5)	5(6.0)	31(9.6)				
BB	0(0.0)	2(1.0)	0(0.0)	1(0.3)				
BC	1(0.7)	3(1.5)	4(4.8)	18(5.6)				
BD	1(0.7)	0(0.0)	0(0.0)	2(0.6)				
BE	0(0.0)	1(0.5)	0(0.0)	3(0.9)				
BH	1(0.7)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)				
CA	8(5.8)	20(10.0)	7(8.3)	24(7.4)				
CB	3(2.2)	1(0.5)	1(1.2)	9(2.8)				
CC	54(39.6)	51(25.5)	6(7.1)	17(5.3)				
CD	1(0.7)	7(3.5)	0(0.0)	15(4.6)				
CF	0(0.0)	1(0.5)	2(2.4)	1(0.3)				
CE	4(2.9)	7(3.5)	0(0.0)	1(0.3)				
CG	1(0.7)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)				
CH	0(0.0)	0(0.0)	2(2.4)	0(0.0)				
DA	3(2.2)	4(2.0)	1(1.2)	4(1.2)				
DB	0(0.0)	1(0.5)	0(0.0)	0(0.0)				
DC	4(2.9)	4(2.0)	2(2.4)	0(0.0)				
DD	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	2(0.6)				
Sample size	137	200	84	323				

Parentheses represent % frequency

Table 9. Genotype[*1] and allele[*2] frequencies at *CaM* locus in eight Atlantic swordfish samples

	North Atlantic (north of 20°N)				Tropical to south Atlantic (south of 10°N)				
	NWA98	NWA97	NWA93	NWA90	TNA99	TNA97	TSA97	Brazil96	Brazil94
AA[*1]	18	5	8	5	68	25	34	42	59
	(28.1)	(31.3)	(27.6)	(17.9)	(81.0)	(83.3)	(72.3)	(70.0)	(86.7)
AB	31	6	14	16	15	5	11	17	8
	(48.4)	(37.4)	(48.3)	(57.1)	(17.8)	(16.7)	(23.4)	(28.3)	(11.8)
BB	15	5	7	7	1	0	2	1	1
	(23.5)	(31.3)	(24.1)	(25.0)	(1.2)	(0.0)	(4.3)	(1.7)	(1.5)
Sample size	64	16	29	28	84	30	47	60	68
A[*2]	0.523	0.5	0.517	0.464	0.899	0.917	0.84	0.842	0.926
B	0.477	0.5	0.483	0.536	0.101	0.083	0.16	0.158	0.074
P	0.902				0.121				

Parentheses represent % frequency

Table 10. Genotype[*1] and allele[*2] frequencies at *CaM* locus of four local swordfish samples and pair-wise *P* values between samples

	MED	NA	SA	I-P
AA[*1]	10 (13.9)	36 (26.3)	228 (78.9)	178 (99.4)
AB	30 (41.7)	67 (48.9)	56 (14.9)	1 (0.6)
BB	32 (44.4)	34 (24.8)	5 (1.7)	0 (0.0)
Sample size	72	137	289	179
A[*2]	0.347	0.507	0.886	0.997
B	0.653	0.493	0.114	0.003

Pair-wise *P*			
	MED	NA	SA
NA	0.002		
SA	<0.001	<0.001	
I-P	<0.001	<0.001	<0.001

MED: Mediterranean (from Chow and Takeyama, 2000)
NA: pooled north Atlantic sample (north of 20°N)
SA: pooled south Atlantic sample (south of 10°N)
I-P: pooled Indo-Pacific sample
Parentheses represent % frequency

は0.997という大きな差異が見られ，4標本の全ての組み合わせにおいて遺伝子頻度は有意に異なっていた（$P<0.002$）。これらの結果は，Chow and Takeyama (2000) が示唆したメカジキの4系群を支持するとともに，大西洋の南北に遺伝的に大きく異なる系群が存在し，しかもその差異が10年近くもの期間安定して維持されていることを示している。

考　察

本研究において，メカジキの吻内部に見られる2型の出現頻度が海域や雌雄で異なるものではないことが明らかになった。また，吻2型間には遺伝的差異は見られず，これら2型が遺伝的に異なる集団に由来するものではないことが示唆された。一方，小型個体で腔所型が比較的多く出現する傾向が示されたことは，成長や吻の再生という生理的現象に伴う形態的変異である可能性を示唆している。本研究では除外したが，小型の腔所がわずかに点在する標本も観察されており (Carey, 私信; 矢富, 1988; Di Natale *et al.*, 1996)，しかも腔所の形態にはかなり大きな変異がみられたこともこの可能性を支持している。腔所型と導管型は双方に移行しうる形態的変異であるという仮定は，異なる系群や海域，雌雄間で吻2型の出現頻度に差異が見られず，また2型間で遺伝的な差異も見られないという本研究の結果と矛盾しない。

過去に行われたChow *et al.* (1997)，Chow and Takeyama (2000) のmtDNA *D-loop*及び核の*CaM*遺伝子座の分析により，メカジキには少なくとも4つの系群（地中海，北西大西洋，中-南部大西洋，インド-太平洋）があることが示されている。本研究で新たに採集された北西大西洋（NWA98），熱帯北大西洋

（TNA99）標本を加えて検討したところ，Chow and Takeyama（2000）の結果をほぼ裏付けるとともに，大西洋南北系群間の遺伝的分化が比較的長い期間安定して維持されていることが明らかになった。mtDNA *D-loop*領域における塩基配列やRFLP分析による海域標本の比較では高度な多型が検出されるものの，大西洋南北系群間では差異が検出できない（Alvarado-Bremer *et al.*, 1996; Chow *et al.*, 1997; Chow and Takeyama, 2000; 本研究）。*CaM*遺伝子座の多型は2対立遺伝子による単純なものでありかつその頻度が南北標本間で大きく異なるため，大西洋内の南北系群間の遺伝的差異を検出するうえでmtDNA解析よりはるかに優れている。また，標本の採集位置から，南北系群間の境界は北緯10度～20度付近にあることが示唆された。現在のところ，大西洋におけるメカジキの管理は北緯5度で南北系群に分けて行われている（Miyake and Rey, 1989）。また近年，南大西洋でのメバチが不漁傾向にあり日本漁船が北側に操業シフトし始めた。このことにより，北大西洋におけるメカジキの漁獲割り当てを超過するようになったため2000年2月より水産庁は北緯5度以北のメカジキについては全量投棄とする通達を行った（魚住，私信）。しかしながら，本研究で示されたように，北緯10度以南の個体は明らかに南系群に属すると考えられるため，管理海域区分を再検討する必要があるものと考えられる。

本研究及び過去の研究（Chow and Takeyama, 2000）で示されたような，大西洋メカジキ南北系群間の遺伝的差異が維持されるためには，繁殖海域が異なっているだけでなく，個体の移動回遊範囲が限られていることが必要である。しかし，他の高度回遊性魚種であるメバチやクロカジキにおいては大西洋内の南北標本間で遺伝的な差異は検出されておらず大西洋内では単一系群が存在するものと考えられている（Buonaccorsi *et al.*, 1999, 2001; Chow *et al.*, 2000）。標識放流調査においても，キハダ，クロカジキやニシマカジキでは赤道を越える再捕が報告されているが，メカジキでは現在のところそのような報告は無い（Jones *et al.*, 1995）。それゆえ，メカジキにおいては南北間で個体の移動がかなり少ないものと考えられるが，南北系群間の隔離要因に関しては今のところ不明である。

今後，南北系群間の境界を詳細に検討するためには大西洋北部北緯10度から20度あるいは30度にかけて東西に幅広くメカジキ標本を採集し分析するとともに，標識放流特に記録型標識による放流実験の実施が望まれる。また，南北系群の個体間の遺伝的差異についてさらに調査する必要がある。

謝　辞

本研究に使用したメカジキ標本は水産庁委託事業「国際資源調査等推進対策委託事業」の一環として収集されたものである。科学オブザーバーの乗船調査に関して日本鰹鮪漁業組合連合会及び当会所属のまぐろはえ縄船には多大なる便宜を図っていただいた。また，生物データの収集と整理に関しては遠洋水産研究所浮魚資源部伊藤智幸及び松本隆之研究員に負うところが大きい。本論文の執筆に際し，遠洋水産研究所浮魚資源部長鈴木治郎博士及び近海かつお・まぐろ資源部長魚住雄二博士から貴重な助言とコメントをいただいた。これら関係各位に対して深くお礼を申し上げる。

引用文献

Alvarado-Bremer J. R., Mejuto J., Greig T. W., and Ely B., 1996: Global population structure of the swordfish (*Xiphias gladius* L.) as revealed by analysis of the mitochondrial DNA control region. *J. Mar. Biol. Ecol.*, **197**, 295-310.

Bartoo N. and Coan A. L. Jr., 1989: An assessment of the Pacific swordfish resource, in: "Planning the Future of Billfishes" (ed. by Stroud, R. H.), Part 1, National Coalition for Marine Conservation Incorporation, Athens, Georgia, pp.137-151.

Buonaccorsi V. P., Reece K. S., Morgan L. W., and Graves J. E., 1999: Geographic distribution of molecular markers within the blue marlin (*Makaira nigricans*): a hierarchical analysis of allozyme, single copy nuclear DNA and mitochondrial DNA markers. *Evolution*, **53**, 568-579.

Buonaccorsi V. P., McDowell J.R., and Graves J. E., 2001: Reconciling patterns of inter-ocean molecular variance from four classes of molecular markers in blue marlin (*Makaira nigricans*). *Mol. Ecol.*, **10**, 1179-1196.

Castro J., Mejuto J., Arias C., and Estevez J. M., 1998: Selection of parasites of the Atlantic swordfish (*Xiphias gladius*, L. 1758) as biological tags. *ICCAT SCRS*, **98**, 103.

Chow S., Okamoto H., Uozumi Y., Takeuchi Y., and Takeyama H., 1997: Genetic stock structure of the swordfish (*Xiphias gladius*)

inferred by PCR-RFLP analysis of the mitochondrial DNA control region. *Mar. Biol.,* **127**, 359-367.

Chow S., 1998: Universal PCR primer for calmodulin gene intron in fish. *Fish. Sci.,* **64**, 999-1000.

Chow S. and Takeyama H., 1998: Intron length variation observed in the creatine kinase and ribosomal protein genes of the swordfish *Xiphias gladius*. *Fish. Sci.,* **64**, 397-402.

Chow S. and Takeyama H., 2000: Nuclear and mitochondrial DNA analyses reveal four genetically separated breeding units of the swordfish. *J. Fish Biol.,* **56**, 1087-1098.

Di Natale A., Carey F., Longo M., Navarra E., Schimmenti G., and Valastro M., 1996: Osservazioni sulla morfologia interna del rostro del pescespada (*Xiphias gladius* L., 1758). *Biologia Marina Mediterranea, Period. Soc. Ital. Biol. Mar.,* **3**, 370-376.

Fierstine H. L. and Voigt N. L., 1996: Use of rostral characters for identifying adult billfishes (Teleostei: Perciformes: Istiophoridae and Xiphiidae). *Copeia,* **1996**, 148-161.

Jones C. D., Judge M. T., Ortiz M. A., Rosenthal D. S., and Prince E. D., 1995: Cooperative tagging center annual newsletter: 1993. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-364.

Kotoulas G., Magoulas A., Tsimenides N., and Zouros E., 1995: Marked mitochondrial DNA differences between Mediterranean and Atlantic populations of the swordfish, *Xiphias gladius*. *Mol. Ecol.,* **4**, 473-481.

Miyake P. M. and Rey J. C., 1989: Status of Atlantic broadbill swordfish stocks, in "Planning the Future of Billfishes" (ed. by Stroud, R. H.), Part 1, National Coalition for Marine Conservation Incorporation, Athens, Georgia, pp.115-136.

Nakamura I., 1983: Systematics of the billfishes (Xiphiidae and Istiophoridae). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.,* **28**, 255-396.

Palumbi S. R., Martin A., Romano S., McMillan W. O., Stice L., and Grabowski G., 1991: A simple fool's guide to PCR, version 2.0, University of Hawaii, Honolulu, pp.1-23.

Rice W. R., 1989: Analyzing tables of statistical tests. *Evolution,* **43**, 223-225.

Roff D. A. and Bentzen P., 1989: The statistical analysis of mitochondrial DNA polymorphisms: X^2 and the problem of small sample. *Mol. Biol. Evol.,* **6**, 539-545.

Rosel P. E. and Block B. A., 1995: Mitochondrial control region variability and global population structure in the swordfish, *Xiphias gladius*. *Mar. Biol.,* **125**, 11-22.

Scott W. B. and Tibbo S. N., 1968: Food and feeding habits of swordfish, *Xiphias gladius*, in the western North Atlantic. *J. Fish. Res. Bd. Canada,* **25**, 903-919.

Skillman R. A., 1989: Status of Pacific billfish stocks, in "Planning the Future of Billfishes" (ed. by Stroud, R. H.), Part 1, National Coalition for Marine Conservation Incorporation, Athens, Georgia, pp.179-195.

富永盛治朗, 1967: 五百種魚体解剖図説（一）（澁澤敬三監修), 角川書店, pp.266-267.

矢富洋道, 1988: メカジキの吻の内部形態について, 昭和62年度マグロ漁業研究協議会報告書, 水産庁遠洋水産研究所, 清水, pp.127-138.

Yeh F. C., Yang R-C., Boyle T. B. J., Ye Z-H., and Mao J. X., 1997: POPGENE, the user-friendly shareware for population genetic analysis, Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta, Canada.

水研センター研報，第7号，14－23，平成15年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 7, 14-23, 2003

漂流ブイ観測による東シナ海表面吹送流の変動特性

小松幸生[*1]，川崎　清[*2]

Temporal variation of surface wind-drifted current observed by drifting buoys in the East China Sea

Kosei KOMATSU[*1] and Kiyoshi KAWASAKI[*2]

Abstract Surface and upper layer currents were observed by drifting buoys in the East China Sea from February to March in 2001. Two buoys deployed at the same position 120 nautical miles northwestward from the Kuroshio made different trajectories each other: one without a drogue was drawn in eastward to the Kuroshio, on the other hand another one drogued at 15m depth drifted northward to the Japan Sea. In the region further from the Kuroshio where currents were comparatively weak, the buoy with no drogue drifted to the direction which gave good agreement in synoptic time scale with the surface current direction inferred from the Ekman drift. These results suggested that a small difference of the vertical distribution of eggs, larvae and plankton let their future routes change drastically due to the effect of the Ekman drift.

Key words: drifting buoy, East China Sea, Kuroshio, Ekman drift

東シナ海は中国大陸と九州および琉球列島に囲まれた広大な大陸棚を擁する太平洋の縁辺海である。陸棚に沿って黒潮が流れ，大陸からは河川水が流入し，これに海底地形と潮汐が影響して複雑な海洋構造を形成している。前線渦（e.g., Sugimoto *et al.*, 1988）や内部波（e.g., Han *et al.*, 2001）がしばしば発生し，これらは下層から栄養塩類を汲み上げる効果（栄養塩ポンプ）や海水交換の効果を持つことが知られており（e.g., Lee *et al.*, 1981），潮汐混合（e.g., Simpson and Hunter, 1974）の影響も強い。特に陸棚上では，冬季には海面冷却による鉛直混合，夏季には河川水の流入により表層への栄養塩の供給が活発で生物生産性が高く（Fournier, 1978），周辺はマアジやスルメイカをはじめとする重要浮魚類の主たる産卵場となっている。しかしながら，この海域の物理構造については，黒潮が太平洋側と日本海側へと分岐する現象の力学過程など先の現象以外にも不明な点が多い。東シナ海を産卵域とする浮魚類の資源量の変動機構を明らかにし，加入量予測の精度を上げるためには，この海域の海洋物理環境，とりわけ卵や仔稚魚を移流，拡散させ，餌生物の分布に外力として直接作用する表層の流動場について，その時空間変動の実態を解明することが不可欠である。そのためには流動場を長期的かつ広範囲に，そしてより精力的に調査する必要があり，その一環として海域全体の流動場を準リアルタイムで監視（モニタ）するシステムの開発が急がれる。

こうした中，2000年度から始まった農林水産省の現場即応研究「産卵場形成と幼稚仔魚の輸送環境の変化が加入量変動に及ぼす影響の解明（略称，東シナ海漁業資源，FRECS）」では流動場のモニタリングシステ

2002年12月13日受理（Received on December 3, 2002）
水産総合研究センター業績 A 第35号（Contribution No. A 35 from the Fisheries Research Agency）
*1 中央水産研究所　〒236-8648　横浜市金沢区福浦2-12-4（National Research Institute of Fisheries Science, 2-12-4, Fukuura, Kanazawa, Yokohama 236-8648, Japan）
*2 水産総合研究センター研究推進部　〒236-8648　横浜市金沢区福浦2-12-4（Research Promotion and Development Division, Fisheries Research Agency, 2-12-4, Fukuura, Kanazawa, Yokohama 236-8648, Japan）

ムを開発する課題を設け，将来的には海洋環境条件を加えた資源加入量予測モデルの開発を目指す。昨今の地球環境問題への関心の高まりもあって，海洋環境モニタリングはいろいろな海域で行われており，すでに東シナ海でも沿岸潮位計，係留系，フェリーの航走流速計，海洋短波レーダー，海底ケーブル，人工衛星から得られた海面高度データを同化させた流動モデル，等により流動のモニタリングが実施されており，多くの知見を得ている。しかし未だ不明な点も多く，特に風の作用を直接受ける海面付近の流動場の実態については砕波を伴う乱流現象が絡むだけにほとんど分かっていないのが現状である。一方，海面付近を漂う卵仔稚魚は多く，流れ藻に産卵しその中で幼魚期を過ごす浮魚類も多い（例えば，小西，2001）。しかも重要浮魚類の産卵時期である冬季から春季にかけて，東シナ海は強い北よりの季節風にさらされる。以上の点を考慮し，われわれのグループは流動場のモニタリングシステムの開発にあたり，流速の地衡流成分を人工衛星海面高度から見積もり（潮汐成分除去の問題が残されているが），非地衡流成分は波浪モデル（小松，増田，2001）と循環モデル（e.g., Mellor, 1996）を統合した数値モデルに各種観測データを同化させて推定することを試みている。そして今回，特に現場の風で駆動される流速成分としてエクマン吹送流に着目し，その実態の把握を目的として，海面漂流ブイを用いた流速観測を実施した。

本論文では，漂流ブイの軌跡から流速を見積もり，風の作用で海面下わずか10数mの流れとは異なる流れが海面に生じ，わずかな分布深度の違いで物質の輸送経路が太平洋側と日本海側へ分かれてしまう現象の実態と原因を探る。

漂流ブイデータ

観　測

漂流ブイを使用した流動観測は，2001年2月2日から2月22日に水産庁の調査船開洋丸（2,630t）による「東シナ海浮魚類産卵場特定と産卵環境調査」の中で実施した。調査海域は東シナ海の100m等深線と南西諸島に挟まれた海域で，2つのブイを黒潮流軸から北西に60マイル離れた点A（28°44.90′N, 126°45.82′E）と120マイル離れた点B（29°14.95′N, 125°45.07′E）の2点に投入した（Fig. 1，以下では2つのブイの内，前者をブイA0，後者をブイB0と呼ぶことにする）。使用したブイは，GPSにより測位した位置を通信衛星経由で送信する（株）ゼニライトブイ製のZTB-R1（以下オーブコムブイ）で，空中重量が約6 kg，外径が34cmの球形小型のブイである。測位精度は約10mで，測位時刻と位置のデータはE-mailで受信できる。なお，これらのブイにはドローグ（抵抗体）を付けていない。そのため，風と波の影響を直接受けて吹送流とは異なる方向へ移動する可能性がある（谷澤ら，2001）。また，測位間隔は微細な流速変動を見るために15分に設定した。データの送信期間はバッテリー容量と送信間隔で決まり，ブイA0とブイB0の送信期間はそれぞれ2月15日21時45分～3月9日2時15分と2月15日11時45分～3月7日19時15分（UTC）であった。Fig. 1には，投入したブイと，東京大学海洋研究所が各々15mと75mにドローグを付けて同時に投入した計4個のアルゴスブイ（測位した期間は2月15日～3月31日であるが，測位間隔は一定でなくかつブイにより異なり，受信状況の比較的よいB15（後述）で平均2時間程度である）の軌跡とあわせて示す。Table 1には以上計6個のブイの投入時刻，投入場所，データの送信期間を示す。

処　理

ブイ移動距離は15分ごとに得られたGPSによる測位位置から地球を回転楕円体として計算し，流速は移動距離を測位時間間隔で割って算出した。ブイの15分ごとの移動距離の平均値，標準偏差，最大値，最小値をTable 2に示す。なお表中の値は，A0については正常なデータが取得できた期間として2月15日21時45分から2月27日0時00分のデータで計算し，B0についてはブイが黒潮に入る前までの期間として2月15日11時45分から3月4日0時00分のデータで計算した。A0は黒潮に近いためB0よりも総じて移動距離が長くなっている。データの測位精度からすると，15分間隔のデータをそのまま使用することはできない。観測システム固

Table 1. Summary information of the buoys used in this study

Buoy	A0	A15	A75	B0	B15	B75
System	ORBCOMM	ARGOS	ARGOS	ORBCOMM	ARGOS	ARGOS
Drogue depth	no	15m	75m	no	15m	75m
Deployed date	21:45 Feb.15	21:50 Feb.15	22:00 Feb.15	11:45 Feb.15	12:50 Feb.15	13:00 Feb.15
Deployed position	28°44.90′N, 126°45.82′E			29°14.95′N, 125°45.07′E		
Data acquisition	Feb.15～Mar.9	Feb.15～Mar.31	Feb.15～Mar.31	Feb.15～Mar.7	Feb.16～Mar.31	Feb.15～Mar.27

有の系統的誤差の除去も含めて，微細な情報の活用は今後の検討課題である。本研究では，測定誤差については正規白色雑音として扱えると仮定し，移動距離から求めた流速に箱型移動平均をかけて，議論する現象の時間規模に応じた平滑化を行った。なお，データの時間間隔が長い場合や一定でない場合には，ブイの位置を時間の解析関数で近似し，この近似式を一回微分することで流速を求める手法もある。しかし，15分ごとのデータでこの手法を用いて比較したところ有意な差は得られなかった。

Table 2. Summary information of distances which the buoys A0 and B0 drifted in 15 minutes. Calculations are based on data from 21:45 Feb.15 to 0:00 Feb. 27 for A0 and from 11:45 Feb.15 to 0:00 Mar. 4 for B0.

Buoy	A0	B0
Mean distance (m)	310	227
Maximum (m)	1161	893
Minimum (m)	11	11
RMS (m)	171	131

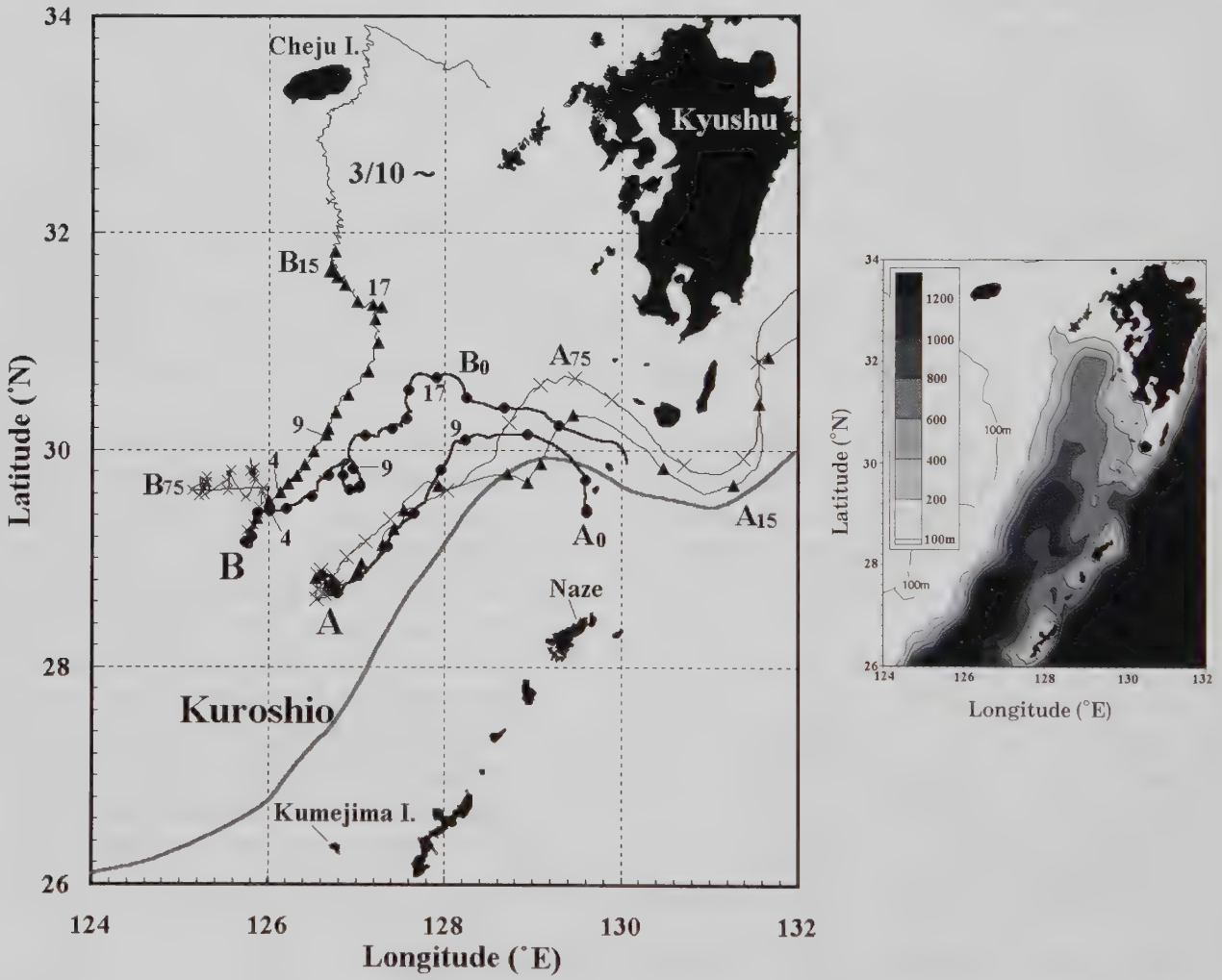


Fig. 1. Trajectories of the surface drifting buoys and the Kuroshio current-axis during the observations. A and B denote positions where the buoys were deployed, and subscript of 0 expresses the ORBCOMM buoys without drogues, 15 and 75 express the ARGOS buoys with a drogue in 15m and 75m depth respectively. Circles, triangles and crosses mark positions of each buoy at midnight of every day until Mar.9 2001. Numerals close to these marks denote days passed from Feb.15 2001. The line of the Kuroshio current-axis is drawn referred from Quick bulletin of oceanic conditions (Japan Coast Guard, 2001). Right figure shows the topography of the East China Sea.

縁辺海の流速場の解析には流速を等深線に平行な成分と垂直な成分に分けるのが一般的であるが，本研究で着目しているのが表面流速で，直接影響を受ける風との対応付けが容易なため，以下の解析では流速を東西，南北の2成分に分けた。特に断らない限りそれぞれ東向きと北向きを正とする。また，風向は風が吹いてくる向きではなく風が海面上を吹き去る向きとし，海流と同様に東西成分と南北成分に分けた。

解析結果と考察

ブイの軌跡と背景流の関係

はじめに，現場の風の有無にかかわらず存在する黒潮をはじめとした海流を背景流として，これとブイの軌跡との関係について述べる。

2001年2月15日に東シナ海に投入したブイの軌跡をFig. 1に示す。A0, B0はドローグが付いていないブイで表面の海流に追随し，A15, B15とA75, B75はそれぞれ15mと75mにドローグを付けたアルゴスブイで深さ15mと75mの海流に追随する（A, Bの後ろの添字はそれぞれブイが追随する海流の深さを示す）。

黒潮に近い点Aで投入したブイは，ドローグの有無またはドローグの深さによらず黒潮流軸に沿って北東～東方に流された。A0は途中でデータの送信状況が悪くなり黒潮流軸まで到達した時点で正常なデータが得られなくなった。A15, A75はともに黒潮流軸に並行して移動し，屋久島と種子島の南東沖を大きく蛇行して東方へ流された。

一方，黒潮から北西方向へ120マイル離れた点Bで投入したブイは，軌跡に大きな違いが出た。B0は全体的に黒潮に沿って流され，最終的には黒潮に引き込まれた。しかし，B15は投入後の15日間はB0のやや北よりの流路をたどり，その後済州島の方へ向かってほぼ真北へ流れた。B75は3月11日まで正常にデータを送信していたが，他のブイに比べて移動距離が極端に小さい。漂流海域の水深が200m以浅であることから海底敷設物に引っかかった可能性が考えられる。

以上の結果から，ブイの軌跡と背景流との関係について以下のことがいえる。黒潮に近い点Aで投入したブイが3つとも黒潮に沿って流されたことから，黒潮付近では風の作用は深さによって違うにしても，その影響は黒潮の流速に比べれば極めて小さいということである。風の作用としてエクマン吹送流を考えると，よく知られているようにその流速は海面で風速の3～3.5%であり，深さとともに（北半球では時計回りに）向きを変えながら指数関数的に減少する（エクマン螺旋）。観測期間中のブイの流路における海上風のデータがないので正確な値で議論できないが，流路の東方に位置する名瀬（奄美大島）と南方に位置する久米島の風速の最大値はそれぞれ8.7m/sと8.9m/sであり，しかも両者の変動傾向は風速，風向ともにほぼ一致していたので，流路上の風速もこれらとほぼ同程度であったとすると，吹送流は海面でもせいぜい0.32m/s程度であり，最大で1.5m/s近くある黒潮の流速と比べると小さい。しかし，黒潮ほどの強い流れがなければエクマン吹送流がブイの動向に与える影響は大きいということを意味している。実際，黒潮から離れた点Bの背景流は海面でもほぼ北向きに0.5m/s以下で黒潮に比べて弱く，3つのブイの軌跡は異なっている（B75はデータが異常であるので何ともいえないが）。Pond and Pickard（1983）はエクマン境界層の厚さδ_Eと海上風速Wの関係式を提案している：

$$\delta_E \sim 4.3W/\sqrt{\sin\phi}. \qquad (1)$$

ここでϕは緯度であり，W＝8.9m/s，ϕ＝30°Nを代入するとエクマン境界層の厚さとしてδ_E＝54mを得る。鉛直拡散係数の正確な値が不明なのであくまでも参照値に過ぎないが，エクマン境界層の厚さが54mのときには深さ15mの流速は海面の0.42倍，つまり半分以下になってしまう。潮流の直接的影響は鉛直方向に一様であると考えられ，また黒潮から離れた海域で背景流が海面と15mとで大きく異なる可能性は小さいので，B0とB15の軌跡の違いは吹送流の深さによる違いに起因すると推察される。ただし，背景流が鉛直方向に一様であるという確証はないので，現時点では定量的な議論はできない。結果として，海面のブイB0は吹送流に流され最終的に黒潮に入っていったが，深さ15mにドローグのあるブイB15は黒潮の方へは流されず，北方へ流れた。なお，このときの人工衛星NOAAから得られた海面水温分布図を見ると（Fig. 2），黄海から東シナ海に向けて南東方向に舌状の冷水の張り出しが見られ，ブイB15はちょうどこの冷水の縁に沿って北向きに流れたように見える。また，漂流ブイの動向と地衡流がよく一致する事実は他の観測でも多く得られており（e.g., Yang *et al.*, 1999），潮汐の効果は無視できないにしても表層10m以深の総観規模（時間規模にして数日，空間規模にして数100km）の流れは地衡流でほぼ説明できると推察される。しかし，表面流については風の影響で必ずしも地衡流と一致しない。

以上，ブイの軌跡から，海面では風の吹き出しの影響が大きく，例えば卵や幼魚の分布深度が10m違えば風の状態によっては輸送経路が大きく異なってしまうことが示唆された。そこで，以下では風と表面流速との関係について具体的に考察する。

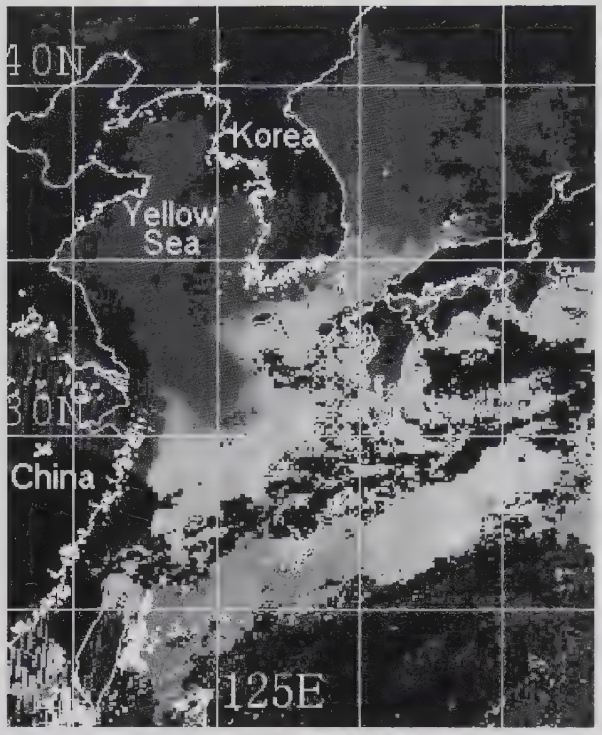


Fig. 2. The composite image of the Multi-Channel Sea Surface Temperature (MCSST) of NOAA-14 satellite in the East China Sea on February 18, 2001

数日規模の表面流速変動

表面流に追随するブイA0とB0の軌跡から算出した表面流速の東西成分と南北成分の時系列をFig. 3に示す。なお，Fig. 3の横軸はブイを投入した2月15日の0時00分（UTC）からの経過日数を示す。以後，特に断らない限り横軸はこの経過日数で示す。また，解析に用いた風のデータは久米島のアメダスデータ（気象庁提供）で1時間毎の10分平均の風速，風向（16方位）値からなる。

まず，A0の軌跡から算出した表面流速の東西成分と南北成分をFig. 3(a) に示す。東西成分は3日目以降に正の値を示し，ブイが黒潮の東向きの流れに乗ったことが分かる。特に9日目から流速が急増し，10日目には流速が0.7m/sに達した。Fig. 1の軌跡を見ると9日目にブイは黒潮の蛇行の峰の西側に位置し，10日目には黒潮に引き込まれたことが分かる。しかし，11日目に流速は急速に落ちて，以後データが15分間隔で受信できなくなった。13日目以降ブイがほぼ停止していることから判断すると，何らかの障害物に引っかかった可能性が高い。流速の南北成分は，3日目に一時負の値を示した後，しばらく正の値が続き，黒潮に引き込まれたと同時に10日目には−0.7m/sほどになった。久米島における風速の時系列は9日目から10日目にかけて強い北西風（南東方向に吹く風）が吹いたことを示しており（Fig. 4），ブイが示した南東方向の大きな流速はこの風の影響によると思われる。

次に流速変動の周期特性を見ると，ブイB0（Fig. 3(b)）ほどではないが，半日周期のM2潮（12.42時間）による成分が卓越している。実際，流速のパワースペクトルは周期が12.42時間の成分が目立つ（Fig. 5(a)）。この潮流成分を除去するため，Fig. 3(a) には流速値に13時間の箱型移動平均を施した値も示した。この平滑化された時系列の南北成分は，8日目まで約2日周期の顕著な変動を示した。一方，久米島の風速時系列（Fig. 4）を見ると，同時期には2～3日周期で南北成分が変動しており，流速に見られたこの周期特性はこの風の変動を反映しているものと考えられる。

続いて，B0による表面流速の変動を見る（Fig. 3(b)）。まずA0に比べて潮流成分が相対的に大きいことが目に付く。これはA0に比べてB0の方が陸棚に近いことに起因する。しかし，17日目以降は東西，南北両成分とも潮流による半日周期の変動は目立たなくなる。ブイの軌跡を見ると（Fig. 1），17日目以降ブイは速度を増し，黒潮に乗って東南東へ流れており，水深が深くなった結果，潮汐の効果が弱まったことを示している。パワースペクトル（Fig. 5(b)）では，M2潮とその倍潮，3倍潮のピークが目立つ。A0のスペクトル（Fig. 5 (a)）と比較すると，B0の場合は半日周期のピークがより低周波側（長周期側）のパワーより大きくなっている。B0についてもA0と同様に潮流成分を除去するための平滑化を施した（Fig. 3(b)）。その時系列を見るとA0と同様に数日規模の変動が際立つが，風の時系列（Fig. 4）と比較すると，A0よりもB0の方が風との相関が高いようである。

次に，数日規模の表面流の変動をエクマン吹送流の変動として捉えてみる。Fig. 6に，13時間の移動平均を施し平滑化したA0とB0の表面流速と流向を，同様に平滑化した久米島での風速・風向と比較して示した。まず，流速と風速の時系列をFig. 6(a) に示す。図では，風速の値をそのまま表示せず，風が直接海面をこすることによって生じるとされる表面での吹送流速の概算値として風速の3％の値を表示した。全期間を通してA0, B0双方の流速とも風速から見積もった概算流速値よりも大きい。値だけでなく，変動傾向も大きく異なる。期間前半でA0の流速がB0よりも大きいのは，前述の通り黒潮により近いからであり，B0も黒潮内に入った17日目以降はその流速値が急増した。潮流成分を除去しているので，A0, B0の流速値と風速からの概算値との差は，前項でも指摘したように黒潮をはじめとする背景流の存在，つまり吹送流以外の流れの存在に起因するものと推察される。しかし，風の摩擦係数

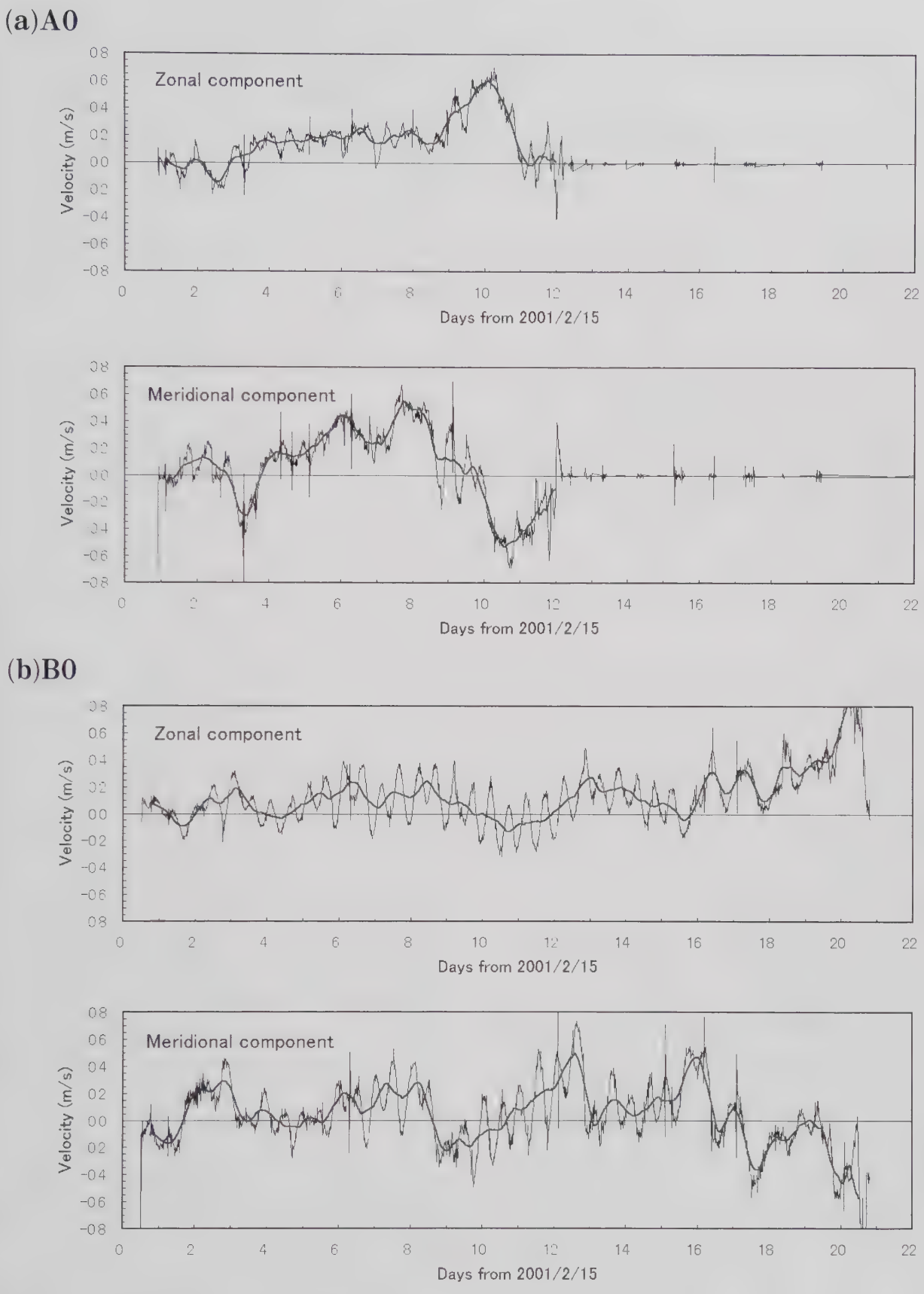


Fig. 3. Time series of zonal and meridional components of surface currents observed by the buoys. Thick lines denote smoothed values by 13 hours running mean.

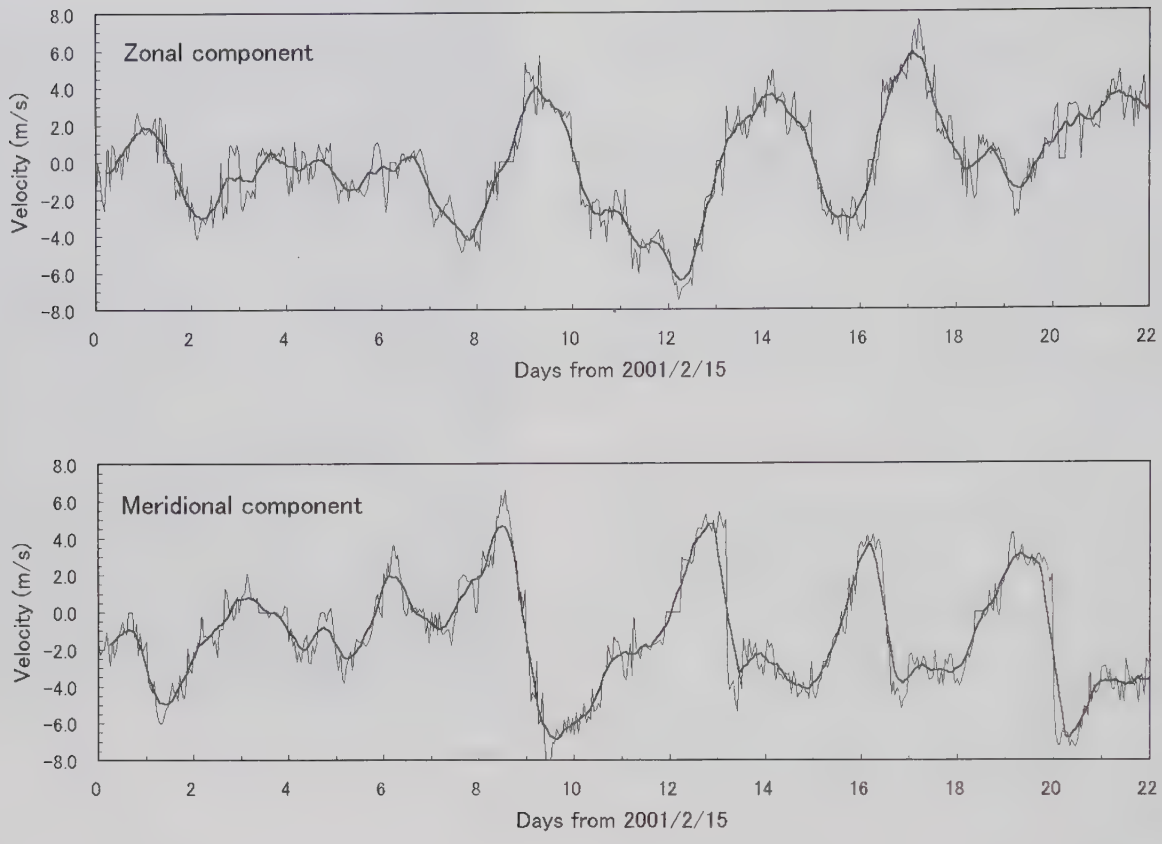


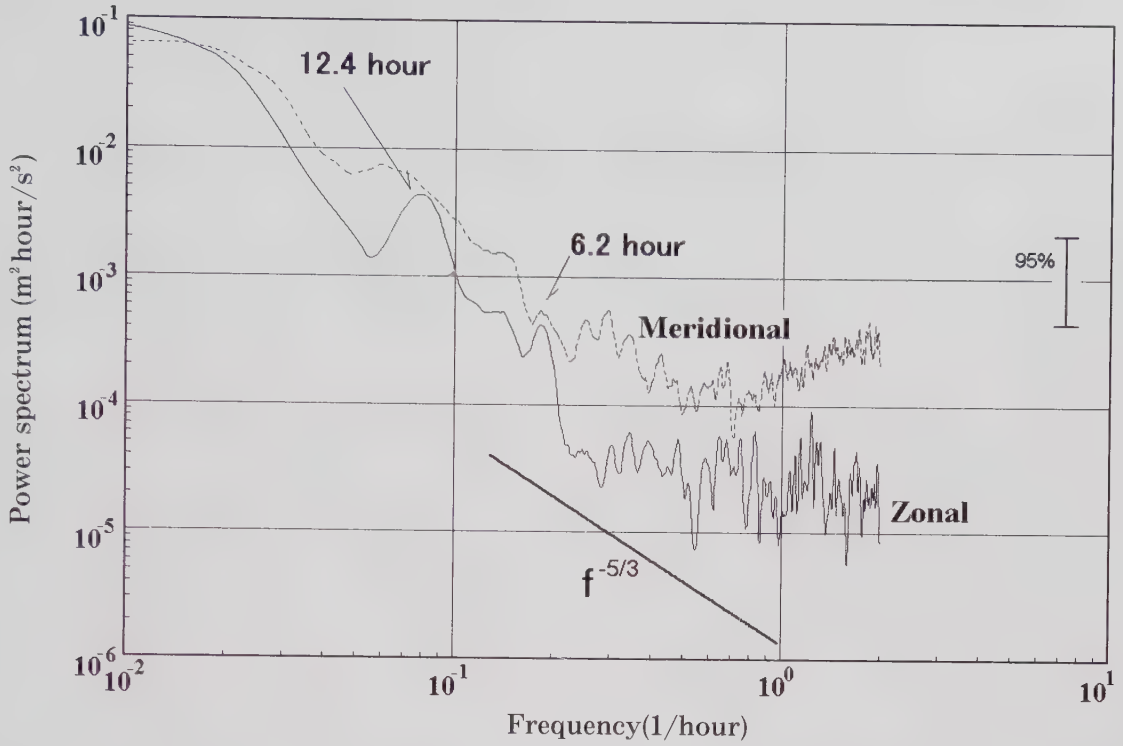
Fig. 4. Time series of zonal and meridional components of wind velocity observed in Kumejima (see Fig.1). Thick lines denote smoothed values by 13 hours running mean.

は風速が増すと増大することが経験的に知られており (e.g., Wu, 1982)，海面に発生する風波の発達具合や状態によって吹送流がどのように変動するかはいまだによく分かっていない（e.g., Kusaba and Masuda, 1988)。したがって，この図から表面流と風との関係を定量的に議論するのは困難である。

Fig. 6(b) はA0, B0の流向と久米島の風向の時系列である。理論上，海面のエクマン吹送流の向きは北半球だと風が吹き去る向きに対して右に45°ずれるので，図では観測された風向の値に45°加えた値を示した。なお，角度を表示する場合，0°～360°あるいは－180°～180°の範囲で表示するのが一般的だが，今回のように流速ならびに風向が目まぐるしく変動する場合，値が領域の境界をまたぐ際に不連続が生じてしまうため，縦軸の範囲を360°より大きく取って図のような表示にした。また，北向きを0°とし，角度は時計回りに増大するものとした。B0の流向と風向（＋45°）とがよく一致していることが分かる。黒潮に入った17日目以降は除外して，風向が急変した５日目と７日目にずれが見られる他はB0の流向はエクマン吹送流と考えたときの向きと等しい。特に４日目には風向に追随して流向が90°，つまり真東になっている。Fig. 1を見ると，４日目というのは，それ以前ほぼ同じ経路をたどっていたB0とB15が大きく向きを変えた時であり，B0が後に黒潮の方向へ向かった最初の契機がこの時点にあったと判断できる。また，Fig. 1を見ると９日目から12日目の間にブイは円を描いて一周しているが，これはFig. 6(b) が示すように風に追随した結果であり，弱風時にしばしば観測される慣性振動に伴う円運動ではない（現場海域だと慣性周期は1日である)。一方，A0の流向はエクマン吹送流を仮定した流向とは大きく異なる。これは前述のように風向よりも黒潮の流れに追随した結果である。背景流の影響があるにもかかわらず流向がエクマン吹送流としての向きと一致したのに対して，流速はエクマン吹送流速と一致していない。これは，前述のようにブイ流速値はブイが風や風波で瞬間的に吹き流される影響が無視できないことと，風速値がブイの軌跡上での値でないことに起因すると思われる。

いずれにせよ，背景流が比較的弱い場合は，総観規模で見ると表面流の流向がほとんど風向によって規定されることは間違いないようである。また海面下では

(a)A0



(b)B0

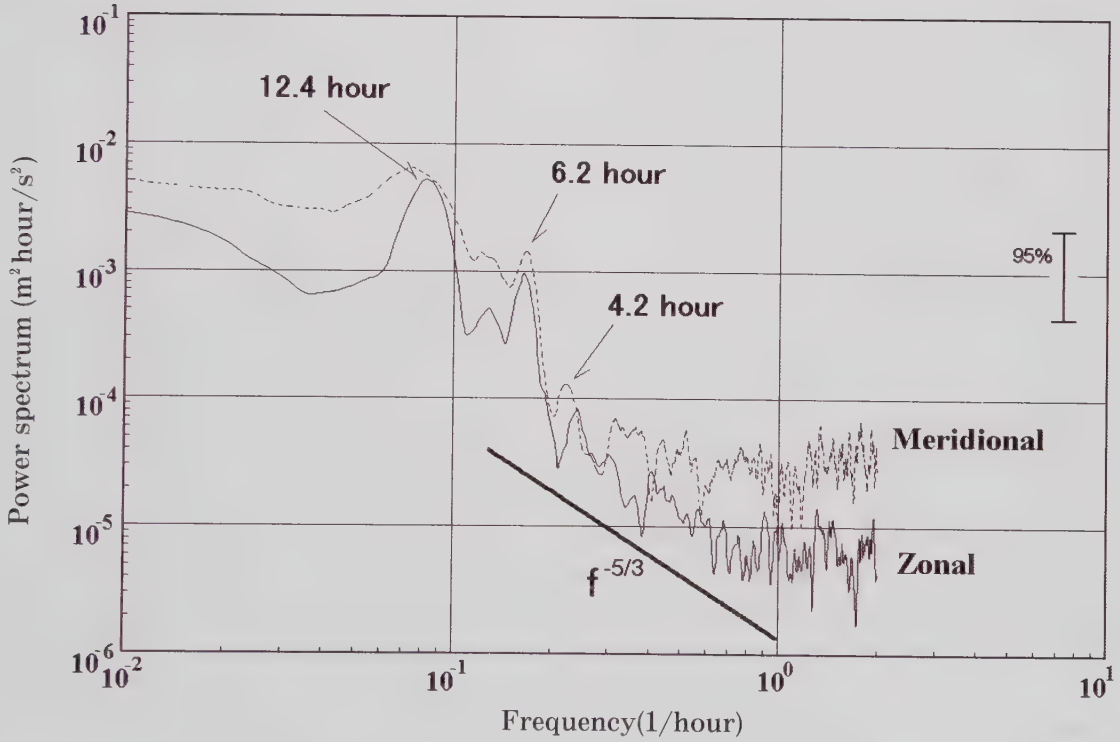


Fig. 5. Power spectra of zonal and meridional components of surface currents

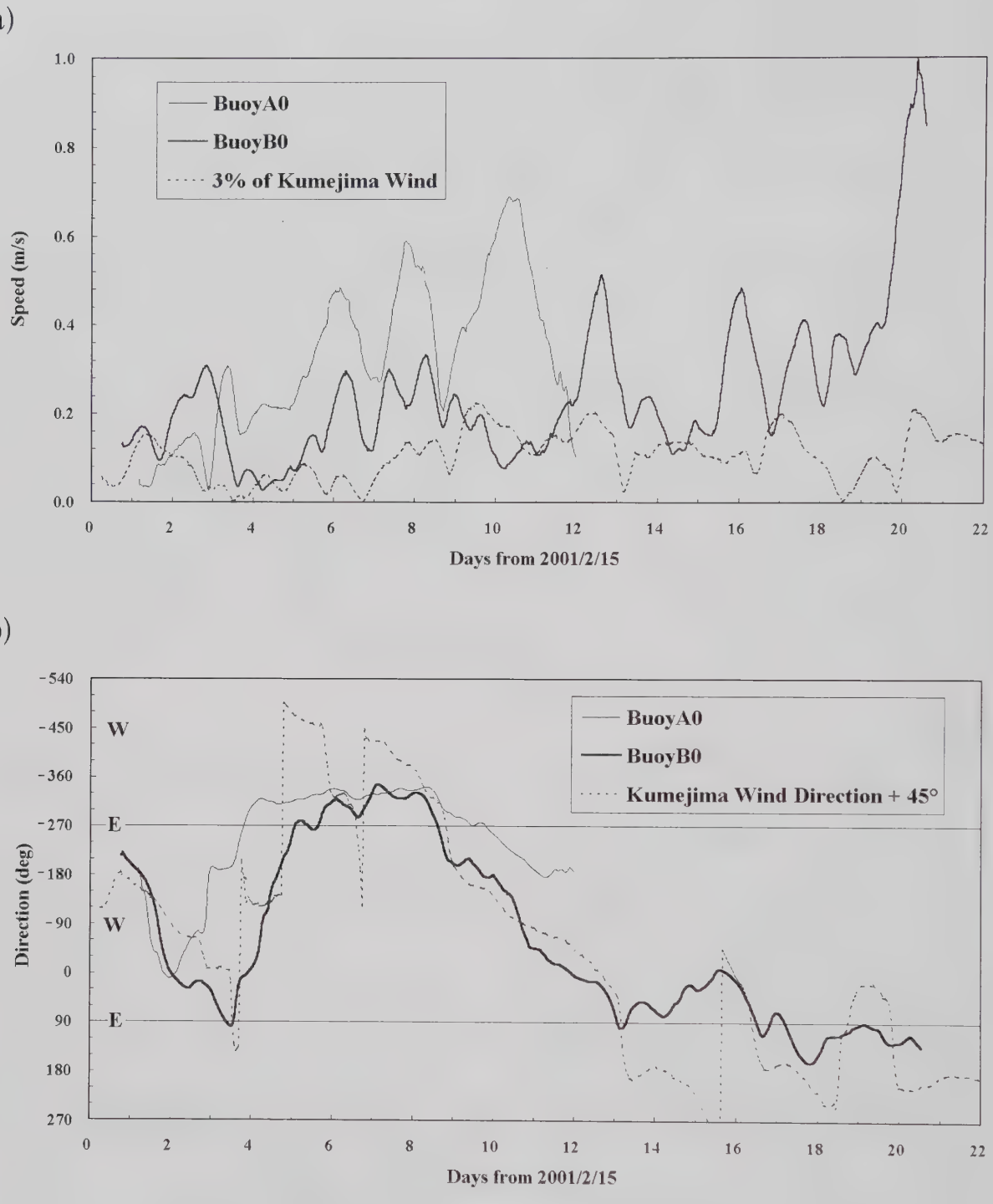


Fig. 6. (a) Time series of the magnitude of surface velocity obtained by the buoys and three percent of wind speed observed in Kumejima. (b) Time series of the direction of surface velocity and the wind direction added 45 degrees.

吹送流の流速，つまり風の作用は深さとともに指数関数的に減少していくので，B点に投入したブイのように，風の変動と卵や幼魚のわずかな分布深度の違いにより，輸送経路が大きく変わる可能性が十分にあるということが示唆された。

結　　言

冬季の東シナ海で実施した漂流ブイ観測により以下の結果を得た。まず，黒潮の流軸に近い点で投入したブイはドローグの有無にかかわらず黒潮に沿って流れ

たが，黒潮から北西方向に離れた点で投入したブイについては，ドローグ無しのブイは黒潮に取り込まれたが，ドローグ付きのブイは北上して日本海側へと向かった。ドローグの有無でブイの軌跡が大きく異なった理由は，海上風による吹送効果が水深に応じて指数関数的に減少し，海表面の流れ場とドローグの位置する水深15mの流れ場とが異なるからである。そしてブイの軌跡から算出したラグランジュ的表面流速の総観（数日）規模の変動を見ると，背景流が比較的弱い海域では，表面流の流向が久米島の風向から推定された現場の風によるエクマン吹送流の向きと一致した。このことから，風向，風速の変動により，この海域の浮遊物質の分布深度のわずかな違いが，その後の輸送経路を太平洋側もしくは日本海側へと大きく分けてしまうことが示唆された。特に卵仔稚魚の輸送を考えた場合，その水平分布の把握は黒潮をはじめとした背景流との位置関係の点でもちろん不可欠であるが，鉛直分布も輸送経路を決める重要な因子となり得ることから，生態系モニタリングを実施する際にはこれらの把握につとめる必要がある。

今回の観測では，ブイがその追随する海流の深度によって軌跡を大きく変えたという点で非常に幸運であった。水塊の水平・鉛直構造をはじめ，背景流の状況，風の状況が違えば大きく異なる結果になったであろう。現状では，具体的にどのような状況のときに，どの程度の分布深度の違いが輸送経路に影響を及ぼすかの定量的把握の問題が残る。この点は数値モデルを用いて現在解析中であり，その結果は別論文で報告する予定である。

謝　辞

漂流ブイ観測では水産庁調査船開洋丸の菊池賢洋船長をはじめとする乗組員諸氏，西海区水産研究所の小西芳信，森永健司の両博士にご協力いただいた。アルゴスブイデータは東京大学海洋研究所教授の杉本隆成博士から提供していただいた。以上の方々に心より感謝いたします。また，解析に使用した係留系流速，アメダス風速のデータはそれぞれJODC，Agropedia農学情報資源システムのURLから取得した。なお，本研究は農林水産省の現場即応研究「産卵場形成と幼稚仔魚の輸送環境の変化が加入量変動に及ぼす影響の解明（東シナ海漁業資源，FRECS)」の課題「海洋流動場モニタリングシステムの開発」で実施した研究の一部である。

文　献

Fournier R. O., 1978: Biological aspects of the Nova Scotian shelf break fronts, in “Oceanic fronts in coastal processes” (ed. By Bowman M. J. and Esaias W. E.), Springer-Verlag, New York, pp. 69-77.

Japan Coast Guard, 2001: Quick bulletin of oceanic conditions, No. 5.

小西芳信，2001: 流れ藻は中国からもやってくる．西海水研ニュース，**103**, 11-15.

小松幸生，増田　章，2001: 沿岸域における風波成分波間の非線形エネルギー伝達．水研センター研報，**1**, 7-21.

Han I. -S., Kamio K., Matsuno T., Manda A., and Isobe A., 2001: High frequency current fluctuations and cross shelf flows around the pycnocline near the shelf break in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **57**, 235-249.

Kusaba T., and Masuda A., 1988: The roughness height and drag law over the water surface based on the hypothesis of local equilibrium. *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, **44**, 200-214.

Lee T. N., Atkinson L. P., and Legeckis R., 1981: Observations on a Gulf Stream frontal eddy on the Georgia continental shelf, April 1977. *Deep-Sea Res.*, **28**, 347-378.

Mellor G. L., 1996: Users guide for a three-dimensional primitive equation, numerical ocean model, Program in atmospheric and ocean sciences, Princeton University, Princeton, 41pp.

Pond S. and Pickard G. L.,1983: Introductory dynamical oceanography, 2nd ed., Pergamon Press, Oxford, 285pp.

Simpson J. H. and Hunter J. R., 1974: Fronts in the Irish Sea. *Nature*, **250**, 404-406.

Sugimoto T., Kimura S., and Miyaji K., 1988: Meander of the Kuroshio front and current variability in the East China Sea. *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, **44**, 125-135.

谷澤克治，南　真紀子，井本泰司，2001: 波による浮体の漂流速度について．日本造船学会論文集，**190**, 151-160.

Wu J., 1982: Wind-stress coefficients over sea surface from breeze to hurricane. *J. Geophys. Res.*, **87**, 9704-9706.

Yang Y., Liu C. -T., Hu J. -H., and Koga M., 1999: Taiwan Current (Kuroshio) and impinging eddies. *J. Oceanogr.*, **55**, 609-617.

水研センター研報，第7号，24－105，平成15年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 7, 24-105, 2003

博士号論文

有害渦鞭毛藻*Heterocapsa circularisquama*に関する生理生態学的研究－I
*H. circularisquama*赤潮の発生および分布拡大機構に影響する環境要因等の解明

松山幸彦*

Physiological and ecological studies on harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* - I
Elucidation of environmental factors underlying the occurrence and development of *H. circularisquama* Red Tide

Yukihiko MATSUYAMA*

Abstract *Heterocapsa circularisquama* Horiguchi (Dinophyceae) is a causative agent of red tide, and appeared in 1988 for the first time and then rapidly dispersed off the costal waters of western Japan. The red tide due to *H. circularisquama* was associated with massive killing of commercially important bivalve species: manila clam *Ruditapes philippinarum*, Pacific oyster *Crassostrea gigas*, pearl oyster *Pinctada fucata*, blue mussel *Mytilus galloprovincialis*, etc. Until 2000, 43 cases of *H. circularisquama* red tide (including 18 incidences leading to fisheries damage) had been recorded in western Japan. Economic losses in shellfish aquaculture by direct killing of marketable products were estimated to be at least 10 billion-yen in the last decade. Although *H. circularisquama* blooms mainly affect bivalve aquaculture, no harmful effects on wild or cultured fish, other marine vertebrates, or any public health hazard were recorded. Therefore, this phenomenon is referred to as a "novel red tide." The red tide due to *H. circularisquama* has damaged shellfish aquaculture in most of the region, in terms of mass mortality in farming organisms, cost of measures to prevent the damage, adverse affects on the development of shellfish aquaculture, and secondary damage, i.e. decline of demand due to misinformation. Incidence of this species has increased recently, and the economic losses in aquaculture have been a cause for concern for the industry and society. In the present study, environmental conditions conducive to the red tide occurrence was conducted, in order to clarify the environmental factors causing *H. circularisquama* red tide.

Frequent field surveys were carried out for four years in two representative locations (Ago Bay and Hiroshima Bay) of recurring *H. circularisquama* red tides. As a result, dense assemblages of *H. circularisquama* cells were found in the innermost part of the inlets, but not offshore or in the channels. The distribution pattern of *H. circularisquama* appears to be strongly affected by the water exchange rate. The red tide of *H. circularisquama* occurs between July and November in the embayments of western Japan. Generally, *H. circularisquama* blooms appear mainly under high water temperature (>23℃) and salinity (>30psu) conditions. The results of field surveys suggested that *H. circularisquama* grows well under high water temperature and salinity conditions. In Ago Bay, strong disturbances of the water stratification by typhoons during the

2003年2月6日受理（Received on February 6, 2003）
水産総合研究センター業績A第36号（Contribution No. A 36 from the Fisheries Reseasrch Agency）
* 瀬戸内海区水産研究所　〒739-0452　広島県佐伯郡大野町丸石2-17-5（National Research Institute of Fisheries and Environmental of Inland Sea, 2-17-5, Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-0452, Japan）

development of highly anoxic water at the bottom had preceded the large-scale red tide outbreaks of *H. circularisquama* in summer. Temporary or sustained water mixing throughout the water column may provide large amount of nutrients and growth -promoting substances from the bottom to the photic layer, which trigger the *H. circularisquama* red tide. Further, *H. circularisquama* sometimes caused red tides during an ecological niche opening, e.g. decline of predominant diatom populations due to several hydrographic events such as development of highly stratification associated with anoxic water in summer, decreases of light intensity and increase of vertical transportation to the non-photosynthetic layer from late autumn to early winter. In some cases, populations of *H. circularisquama* were affected by the predation of heterotrophic dinoflagellate *Gyrodinium dominans* and oligochin ciliates.

The red tides of *H. circularisquama* has rapidly increased since the late 1980s. Relationships between the recent proliferation of *H. circularisquama* and changes of water qualities were analyzed covenanting various environmental factors. First, laboratory study showed that maximum growth was observed at water temperature of 32.5℃ and no growth was observed under 11.2℃. *H. circularisquama* is presumed to be the tropical dinoflagelltate, so that winter water temperature is considered as the most limiting factor for the prolifelation of this species. On the Japanese coast, however, the water temperature in winter has increased about 1.0～1.2℃ since the late 1980s, probably due to global climate change. This long-term hydrographic change may be conducive to the overwintering of *H. circularisquama*, which has led to the recurring of red tide in Japanese coastal waters. Second, *H. circularisquama* blooms are sometimes observed in non -eutrophicated areas, therefore, this dinoflagellate is likely to be adapted to oligotrophication, especially in low phosphorus conditions. In Japan, administrative efforts have been carried out to reduce nutrient loading from land to the coastal sea in the last two decades. The selective improvement in the phosphorus load brought about a change in the nutrient balance, such as an increase of the N:P ratio in coastal waters. Nitrogen and phosphorus demands from *H. circularisquama* are much lower than other causative red tide species such as *Chattonella* spp. and *Karenia mikimotoi*, and can utilize various dissolved organic phosphorus (DOP) for their growth using alkaline phosphatase in their cell surface. This physiological characteristic is important to clarify the growth strategy of this specie. Third, simulated experiments have revealed that *H. circularisquama* could easily migrate to distant areas in association with shellfish transportation. The rapid development of *H. circularisquama* since the late 1980's appears to be caused in part by the artificial dispersal due to aquaculture operations.

The developments of monitoring systems for *H. circularisquama* are important in order to reduce the fisheries damage. The key factors affecting long-term prediction of *H. circularisquama* bloom is winter water temperature, precipitation in early summer, increase of water temperature, and the development of anoxic waters at the bottom. Further, temporary mixing of the water column by typhoon events and/or niche opening due to decline of predominant diatom populations is also important for the red tide development.

Key words: *Heterocapsa circularisquama*, dinoflagellate, red tide, shellfish, environmental factors

目　　次

第1章　序　論

第2章　本邦における*H. circularisquama*の赤潮発生状況

第3章　*H. circularisquama*赤潮発生期の環境要因
　第1節　英虞湾における*H. circularisquama*赤潮の発生環境
　第2節　広島湾における*H. circularisquama*赤潮の発生環境

第4章　中長期的な*H. circularisquama*の出現状況と生理学的特性との関連
　第1節　冬期水温と*H. circularisquama*の分布
　第2節　溶存態リンの変化と有機態リンの利用能
　　第1項　*H. circularisquama*赤潮発生時の栄養塩環境
　　第2項　*H. circularisquama*のアルカリフォスファターゼ活性
　　第3項　浦ノ内湾における*H. circularisquama*出現期のDOPの動態
　第3節　*H. circularisquama*の分布拡大と人為的活動との関連

第5章　*H. circularisquama*赤潮の予察手法開発

総　括

謝　辞

引用文献

第1章　序　論

赤潮（red tide）とは，海水中のプランクトンが多量に増殖し，海水の色調変化を引き起こす現象を総称する。原因となるプランクトンは植物プランクトンを主体とし，希に原生動物や細菌類も赤潮の原因となることがある。古くは旧約聖書や大日本史にも赤潮を示すと思われる記述が散見されることから，基本的に自然現象の一つであると考えられる（岡市, 1997）。

さて，我が国沿岸域では，1960年代以降，高度経済成長の波が押し寄せ，沿岸域の藻場や干潟などの浅海域が次々と埋め立てられ，そこには重厚長大型の工場が林立し，さらには都市人口の拡大が同時進行した。これら工場群や都市から流れ込む排水により，沿岸域や内湾域で富栄養化と有害物質による生物汚染が同時に進行した。こうした沿岸域の富栄養化や汚染が進行すると同時に，赤潮の発生や海底層の貧酸素化現象が頻繁に発生するようになり，沿岸環境に深刻な影響を与えただけでなく，急速に拡大していた沿岸漁業や養殖業などの水産業も直撃した。当時赤潮だけでなく，PCBや重金属などの有害物質による生物汚染も問題となっており，赤潮発生もこれら公害問題の一つとして大きな社会問題として取り上げられてきた（岡市, 1995）。1972年に播磨灘沿岸で発生したラフィド藻の一種*Chattonella antiqua*によるハマチの大量斃死（被害額72億円）と，これを公害と位置づけて漁業者らが国と企業を告訴した裁判はこうした問題の象徴的な出来事であった。

代表的な閉鎖性水域である瀬戸内海の赤潮発生件数をFig. 1に示す。赤潮の発生件数は1960年代から急激に増加し始め，1970年代半ばに年間299件にも達した。追い打ちをかけるように，水島コンビナートからの大規模な重油流出も発生，「瀬戸内海は死んだ」という声が現実味を帯びて伝えられるようになった。赤潮問題の顕在化と共に，これを解決しようという施策も数多く実施された。1973年に瀬戸内海環境保全臨時措置法が制定され，1978年には現在の瀬戸内海環境保全特別措置法として恒久法化された。これにより，工場排水のCOD規制及び無リン洗剤の普及など取り組みが積極的に行われてきた（Shirota, 1989; 瀬戸内海環境保全協会, 1998）。急速に増大した赤潮発生の主原因を富栄養化の進行であると断定し，行政－市民－研究者が一体となって窒素・リンの流入負荷削減を実施した結果，赤潮発生件数は1974年以降急激に減少を続け，現在は年間90件程度と最盛期の三分の一にまで減少しており，瀬戸内海で取り組まれてきた富栄養化対策は結果として大いに成果があったと言えよう。今日赤潮の発生要因を単なる自然現象として捉え，富栄養化など人為的活動との関連を明確に示唆できない国々が多い中，過去の我が国の取り組みは環境保護政策上世界に誇る「指南書」となり得る成果と言えよう。

しかしながら，現在の年間80～100件という赤潮発生件数は白砂青松を誇ったかつての瀬戸内海の姿と比較すれば依然高水準にあり，近年は減少幅自体も非常に

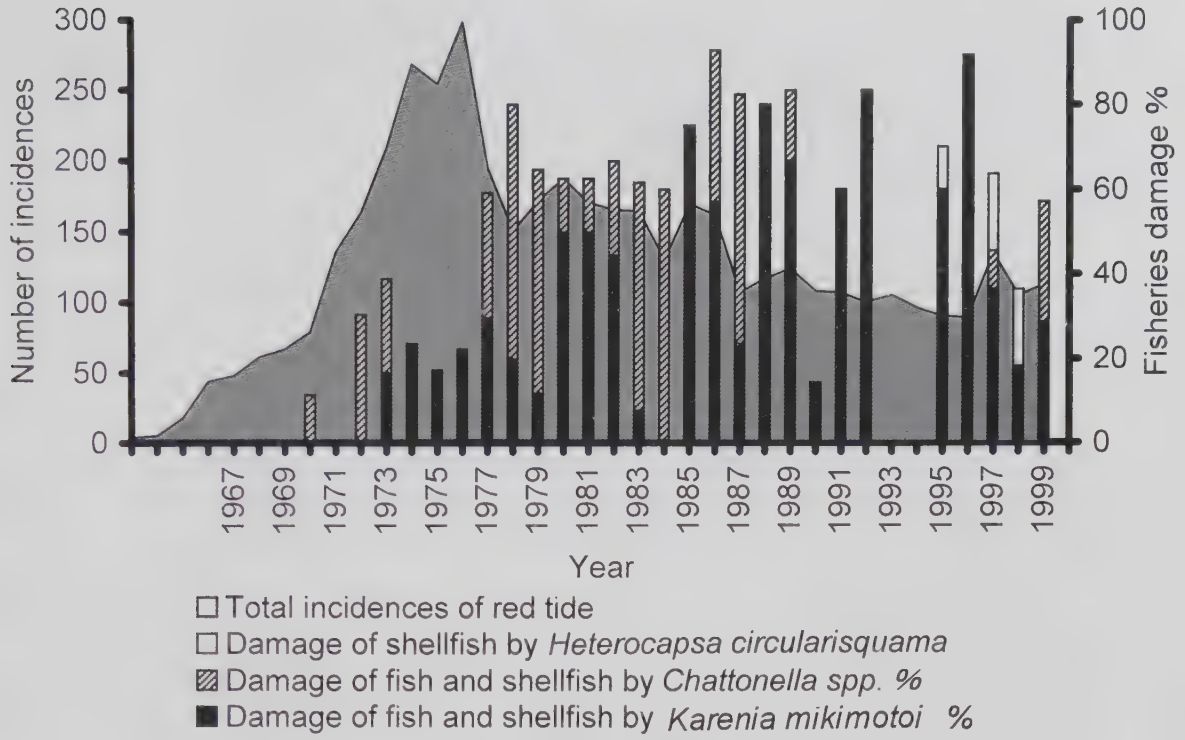


Fig. 1. Temporal changes of red tide incidence and the associated fisheries damage in the Seto Inland Sea, Japan

小さくなってほぼ横這い状態である。この原因としては主に三つの要素が考えられる。一つ目は，陸上からの負荷削減が主に工場排水に対して行われただけで，もう一方の主要発生源である生活排水については，ほとんど抜本的な施策が行われなかったことがあげられる。二つ目は過去に底質に蓄積したヘドロの浄化が進んでいないことなどがあげられる。これは夏期に出現する貧酸素水塊の形成が依然として改善されていない点からも明らかである（堀，1998; 木村，1999)。三つ目として，水産業自体にも「採る漁業から作る漁業へ」という構造変化が押し寄せ，これに乗じて急速に拡大した養殖業からもたらされる自家汚染も無視できない問題である（日本水産学会，1977; 武岡ら，1988)。そうした意味で，産業系を対象とした富栄養化対策も，ここにきて曲がり角に来ているといっても過言ではない。特に瀬戸内海においては，1番目に挙げた生活排水による窒素・リンの負荷割合が全体の半数を占めるまでにいたり（久野，1992)，これに対する抜本的対策が求められようとしている。

そうした中，近年になって赤潮を構成する種の遷移現象も見られるようになった。特に，1970年代から1980年代にかけて猛威を振っていた*Chattonella*属の出現が急激に減少し，これにともなって漁業被害の発生もほとんどみられなくなった（Fig. 1)。これに代わって，近年は渦鞭毛藻*Karenia mikimotoi*（=*Gymnodinium* type65', *G. nagasakiense, G. mikimotoi*)[*1]の赤潮が全体の50～90%を占めるまでに至っている。こうした種の遷移現象は特に1980年代後半から顕著である。この原因としては，水質の変化，あるいは地球温暖化による冬期水温上昇などが考えられるが十分に解明されていない。

さらに，この10年間は，これまでほとんど知られていなかった生物による赤潮も頻繁に見られるようになってきた。その代表的な生物が，1988年以降西日本沿岸で猛威を振っている渦鞭毛藻*Heterocapsa circularisquama* Horiguchiによる赤潮であろう。*H. circularisquama*は*Peridinium*科に属する渦鞭毛藻の一種で，細胞の長さは18～31 μmの範囲にある。洋ナシのような形態で，細胞表層に薄いセルロース質の鎧板を有する（Fig. 2 参照)。縦横2本の鞭毛を有し，活発に水中を遊泳する。同定には細胞表層の鎧板配列，鱗片（scale）およびピレノイド内部の構造などを確認する必要があるが（Horiguchi, 1995)，遊泳中に見せる「キツツキ」のような動作は，本種を大まかに特定する

[*1] Daugbjerg *et al.*（2000）において，*Gymnodinium mikimotoi*は新しく創設された*Karenia*属への転属が提唱された。また，第4章で述べる*Gymnodinium sanguineum*についても*Akashiwo*属への転属が提唱されている。両種の学名表記にについて，日本国内では依然*Gymnodinium*属が多用されているが，本論文ではDaugbjerg *et al.*（2000）の分類体系に従って表記した。

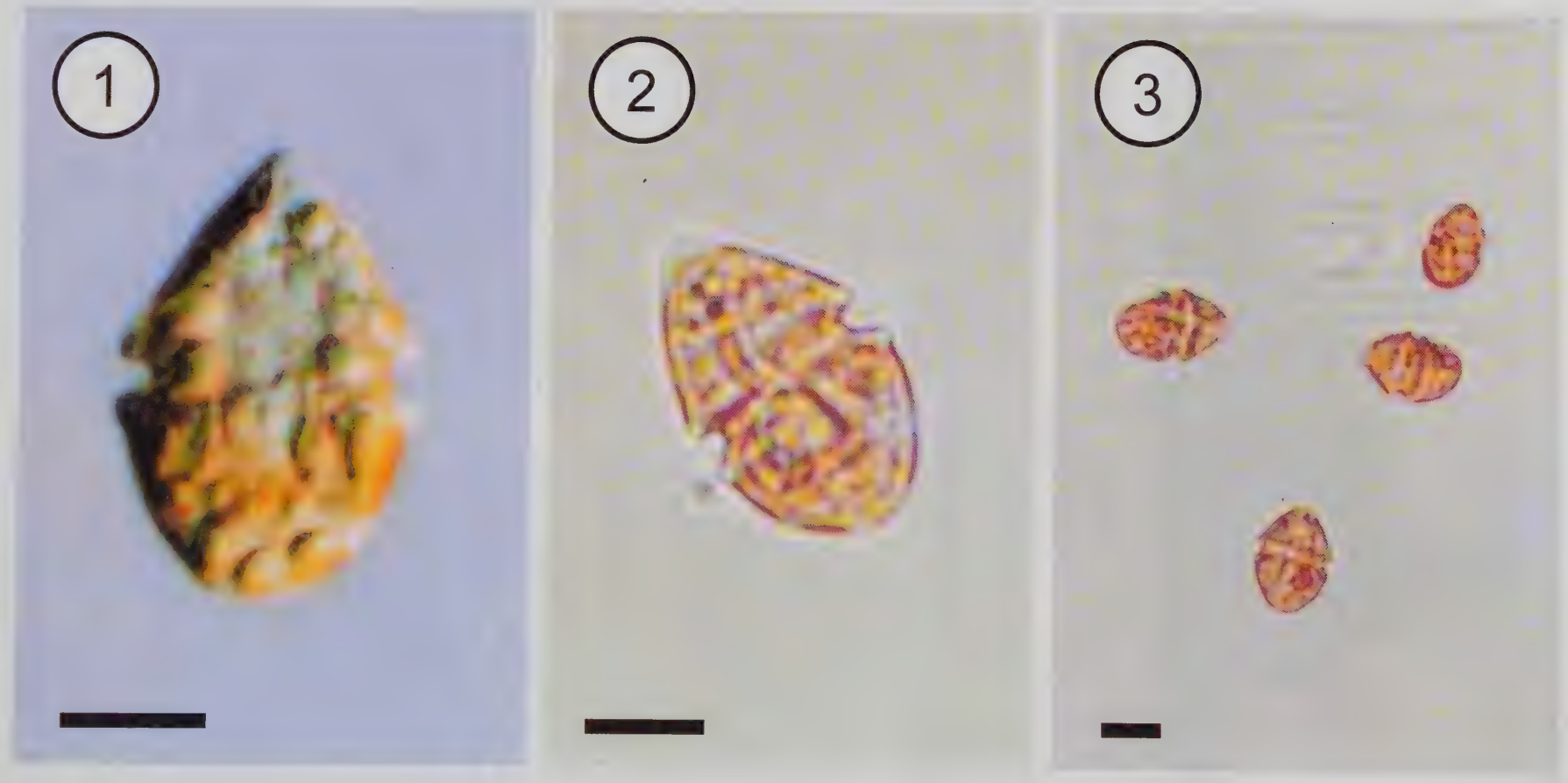


Fig. 2. Light micrographs of the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* Horiguchi (Scale bars = 10 μm). 1: Nomarski observation. low focus showing vertically elongated nucleus is visible. 2: Phase contrast observation. 3: The cell assembledges.

上で重要な特徴でもある。当初は*Heterocapsa* sp.として扱われていたが，北海道大学の堀口健雄博士により*H. circularisquama*として新種記載された（Horiguchi, 1995）。本種は細胞内に多数の共生バクテリアを有するなど，生物学的に特異な特徴を有している（Horiguchi, 1995）。

形態的特徴以上に特異なのが本種の水産生物に与える影響である。1970年代以降多発した赤潮生物，たとえば*Chattonella*属や*K. mikimotoi*の赤潮においては，漁業被害を受けたのは，ハマチを中心とした養殖魚類であった（Okaichi, 1989; Honjo, 1994b）。二枚貝類は赤潮終期に時折発生する貧酸素水塊による影響を除けばほとんど被害を受けず，一般的に「二枚貝は赤潮では死なない」というのが多くの漁業者の常識であった。ところが，*H. circularisquama*の赤潮はこれまでの赤潮種と異なり，二枚貝や巻貝だけを特異的に斃死させ，魚類等には全く影響を及ぼさない（吉松ら，1990[*2]; 山本，田中，1990; 吉田，宮本，1995; 江藤ら，1998）。本来赤潮に強いはずの貝類が赤潮で次々と死んで行く現象はこれまで全く知られておらず，関係者を驚かせた。

1992～1998年の間，本種の赤潮（Fig. 3参照）発生件数は年間5～7件であり，まだ全体の赤潮発生件数と比較すれば少ないが，この7年間の累計の漁業被害は判明しているだけでも100億円近くに達するなど，同じ期間に発生した*K. mikimotoi*の赤潮による被害額を遙かに超える漁業被害を引き起こしている。特に全国第2位の生産高を誇る英虞湾の真珠養殖業，全国シェアの60%を占める広島湾のカキ養殖，あるいは熊本県や福岡県のアサリ養殖業など，本邦の主要な二枚貝の産地で*H. circularisquama*が毎年のように猛威を振るい（Fig. 3），二枚貝養殖産業は危機的状況に置かれていると言える。実際にこうした海域ではたび重なる赤潮により，避難作業による過労が重なったことによる死亡事故，養殖貝の損失あるいは風評被害によって甚大な人的・経済的損失を受け，結果として廃業に追い込まれる生産漁業者も多いだけでなく，加工・流通にたずさわる裾野産業従事者の深刻な雇用問題も引き起こし，地域の産業力低下・過疎化に拍車をかけている。

*H. circularisquama*以外にも，*Chattonella verruculosa*, *Karenia digitata*（＝*Gymnodinium* sp. 伊万里型），*Karenia longicanalis*（＝*Gyrodinium* sp. 忠武型）などの「新興赤潮生物」が近年突発的に赤潮を形成し，魚類等に多大な被害をもたらしている（山本，田中，1990; 馬場ら，1997; Yang *et al.*, 2001; 宮本ら，2002）。*K. digitata*は海水の着色を伴わない密度で魚類を斃死させるなど，従来の赤潮生物とは比較にならないほどの強い魚毒性を示す。赤潮生物に限らず，有毒渦鞭毛藻*Gymnodinium catenatum*あるいは*Alexandrium tamiyavanichii*による貝類毒化も1990年代に入って頻繁に発生するようになった（馬場ら，1995; Takatani *et al.*, 1998; Matsuyama *et al.*, 1999; Hashimoto *et al.*, 2002）。

このように，*H. circularisquama*を中心に，これまでほとんど知られていなかった新興赤潮生物の出現による漁業被害の発生はきわめて深刻な問題である。こうした新しい生物による赤潮発生は，日本以外の国々でも問題となっている（Smayda and Villareal, 1989; Rosenberg *et al.*, 1988; Burkholder *et al.*, 1992）。アメリカ東岸では，1980年代後半から小型の黄金藻*Aureococcus anophagefferens*による赤潮（いわゆるbrown tide）が頻発し，ホタテガイやムラサキイガイの養殖業が壊滅的な被害を受けている（Shumway, 1990; Bricelj and Lonsdale, 1997）。さらに，東部海岸では新属新種の渦鞭毛藻*Pfesteria piscicida*の赤潮が発生するようになり，発生海域に生息するほとんどすべての水生生物が死滅するという（Burkholder *et al.*, 1992）。本種は24型もの生活史を有していて，一部は動物組織内にzoosporeの状態で寄生するなど（Burkholder *et al.*, 1995），これまでの常識を大きく覆すような赤潮生物である。また，1980年代後半からヨーロッパにおいて発生しているハプト藻*Chrysochromulina polylepis*の赤潮では，魚類，貝類，植物プランクトン，および大型海藻が直接被害を受け，餌不足で免疫力が低下したアザラシがウィルスに感染して大量に斃死するという現象まで引き起こしている（Osterhaus, 1988; Osterhaus and Vedder, 1988; Kennedy *et al.*, 1988; Eis, 1989）。

こうした新興生物を原因とする赤潮が発生するには少なくとも2つの条件が整う必要がある。一つ目は新奇な生物が出現することを誘発するような何らかの環境変化が生じているということである。黒海における研究によれば，1970年以降ドナウ川河口域で渦鞭毛藻を中心とした赤潮が多発するようになったが，これは1960年代の上流域のダム開発で河川から運ばれる珪酸塩の量が減少し，このため渦鞭毛藻の競争者である珪藻類が少なくなったためと言われている（Humborg *et al.*, 1997）。また，1988年にヨーロッパ沿岸で発生した*Chrysochromulina polylepis*の場合，本来海域で低濃

[*2] 吉松定昭，松本紀男，田中義興，山本千裕，村田　宏，森山貴光，本城凡夫，1990：漁業被害を伴う新しい赤潮形成種（ラフィド藻1種と渦鞭毛藻1種）について．平成2年度日本水産学会春季大会講要，p.158.

Fig. 3. Photographs of red tide due to *Heterocapsa circularisquama*. 1: Red tide occurred in Ago Bay, 1992. 2-3: Red tide occurred in Hiroshima Bay, 1997.

度で保たれているはずのコバルトが，酸性雨によって陸域から運ばれて海域の濃度が著しく増大し，これによって本種の増殖が誘発されたためであると考えられている（Granéli and Haraldsson, 1993）。*Pfiesteria piscicida*の場合においても，上流域に進出した養豚場からの排水，沿岸部の人口増加，あるいは農地への過剰な窒素などの施肥による過栄養化現象が原因ではないかと言われている（Burkholder *et al.*, 1995）。このように，新興赤潮生物は本来安定した海域の生態系では少数派でほとんど我々の目に触れることはなかったが，何らかの環境変化－多くは人為的な開発や汚染が関与 -によって台頭してきたと言えよう。

二つ目の重要な点は，ある水域にそれまで存在していなかった生物が何らかの原因で他水域から遠く運ばれ，新たな水域で増殖・土着する現象である。本来海洋は開放系であり，海は世界中繋がっているものであるが，海域によって水深や海流，水温や塩分，餌料生物あるいは栄養物質の濃度などが著しく異なるため，特定の水域内で繁茂した生物が遠く離れた海域に分布を拡大することは非常に困難である。ところが，15世紀に始まった大航海時代を皮切りに，20世紀に入ると化石燃料や一次産品の世界的な貿易が加速し，これに伴い主に船舶を介して特定の海域に留まっていた海産生物が世界的に分布を拡大する現象が知られるようになった。ヨーロッパ原産のムラサキイガイやアメリカ原産のフジツボ類が世界中に分布を広げたことは代表的な出来事である（荒川, 1980; Wilkins *et al.*, 1983）。こうした問題は赤潮生物を構成する植物プランクトンにおいても近年問題となっている（Hallegraeff, 1993; Hallegraeff, 1998a; Scholin *et al.*, 1995）。

1988年以降日本沿岸で大発生し，二枚貝養殖業に甚大な被害を及ぼしてきた*H. circularisquama*についても，過去に赤潮や漁業被害の報告がほとんどないことから，何らかの環境変化や移入を通じて日本沿岸で繁茂するようになったと想定される。しかしながら，現状では*H. circularisquama*の出現を促した環境変化や人為的活動については全く知られていない。さらに，なぜ貝類だけが選択的に漁業被害を受けるのかさえも不明である。*H. circularisquama*赤潮による最初の漁業被害が生じて既に14年が経過し，現場海域において*H. circularisquama*赤潮の発生機構や被害防止技術の開発が緊急に求められているが，系統だった調査・研究が行われるようになったのはここ数年だけである。

以上述べてきた背景から，本論文は*H. circularisquama*の赤潮について，赤潮発生と環境要因との関連を現場調査に基づいて明らかにする「発生機構の解明」に関する研究結果をとりまとめたもので，全５章から構成されている。これまで述べてきた第１章に続き，第２章では西日本海域における*H. circularisquama*赤潮の発生状況を概説し，研究を取り巻く背景を明らかにすることとした。第３章では*H. circularisquama*赤潮が最も頻繁に発生し，かつ甚大な漁業被害を与えている三重県の英虞湾と広島県の広島湾における現場調査に基づき，赤潮発生期の出現状況に影響を及ぼしていると考えられる気象・海象等の環境要因を明らかにし，環境要因から見た大規模赤潮発生時の特徴について抽出を試みた。第４章では，1980年代後半から突然*H. circularisquama*が繰り返し出現するようになった背景にある中長期的な環境変動や人為的活動の影響について考察した。第５章では，以上のような成果を総括し，出現予測技術の確立についても論じた。なお，二枚貝類に対する毒性発現機構を，生化学的・細胞生理学的観点から明らかにする「毒性発現機構の解明」に関しては，次号以降にパートⅡとしてとりまとめる予定である。

第２章　本邦における*H. circularisquama*の赤潮発生状況

*H. circularisquama*は1995年に新種として記載された新しい赤潮生物である。本種の赤潮とについてまとまった資料が存在しないことから，ここでは本邦における*H. circularisquama*赤潮の発生状況を，既存の資料等を元に整理した。

材料および方法

赤潮の発生および漁業被害の状況については，水産庁漁場資源課，瀬戸内海漁業調整事務所および九州漁業調整事務所がそれぞれとりまとめている資料を基に，既報の文献，各県水産試験場や漁業協同組合等の関係機関から直接提供いただいた資料も加えてとりまとめた。発生海域のとりまとめは基本的にそれぞれの海域，内湾，入り江（浦）単位で整理したが，海洋学的に不可分な場合（例えば福岡県～大分県にかけての豊前海など）は同一海域としてまとめて整理した。とりまとめは2000年12月までの資料を用いた。

なお，ここで取り扱う「赤潮発生件数」は，基本的に細胞密度が100cells/mLを超えたものを集計したものである。*H. circularisquama*による海水の着色自体は，細胞密度が700～1,000cells/mL付近で確認されるため，厳密にはこれらの細胞密度を超えたものを「赤潮発生」と定義すべきである。ただし，*H. circularisquama*の場合は着色する密度以下でも魚介類に悪影

響を及ぼす危険性があることから，赤潮発生と被害の状況とを相互に比較しながら考察するためにも，貝類に生理的な悪影響が見られる数10cells/mL（Matsuyama *et al.*, 1996; Matsuyama *et al.*, 1999）に近い100cells/mLを赤潮の密度として定義した。

*H. circularisquama*が新種として報告される以前の種査定については，培養株が残っていればその形態的特徴を基に査定を行い，それ以外でも遊泳細胞の写真やスケッチ，被害の状況（貝類の被害の有無）あるいは発生時期等を総合的に加味して*H. circularisquama*の査定を行った。

結　果

Fig. 4およびTable 1に本邦における*H. circularisquama*の発生状況を示す。現存する資料等から，これまでのところ1988年9月に高知県浦ノ内湾における赤潮発生が本邦における*H. circularisquama*発生の第一例であると判断された。1988年に浦ノ内湾で赤潮を引き起こした生物が*H. circularisquama*であるとの判断理由は，1）形態的特徴が一致する。特に顕微鏡観察中の昇温で細胞の生理状態が悪化すると細胞質が下殻後端から容易に脱殻する（Fig. 5 ①～②参照），2）浦ノ内湾において赤潮発生時にアサリに甚大な漁業被害が及んでいる（吉松ら，1990および高岡高等学校，1988），3）赤潮海水中から分離培養された生物が*Heterocapsa* sp.と同定され，しかも貝類に対する毒性が報告されている（吉松ら，1990），4）浦ノ内湾ではその後ほぼ毎年*H. circularisquama*の出現が認められている，5）赤潮発生時の環境が本種の頻発水温帯と一致するなどの理由に依る。1989年の福岡湾および1992年の英虞湾で発生した*Heterocapsa* sp.はHoriguchi（1995）によって*H. circularisquama*として確認されている。

1988年以前については，1930年代の論文で*Heterocapsa* sp.によってアコヤガイが大量斃死したという記載があるものの，詳細な資料が入手できなかったため*H. circularisquama*であったかどうか断定することはできなかった。

*H. circularisquama*は小型で形態的には沿岸域に普遍的に分布している*Scrippsiella trochoidea*に酷似しているため，仮に1988年以前に存在していても見逃されてきた可能性も考えられる。しかし，1960年以降精力的に取り組まれてきた本邦産鞭毛藻の分類において全く記載されてこなかったこと，また，小型有殻渦鞭毛藻による赤潮とそれに伴う貝類の大量斃死が1988年以前にはほとんど報告されていないことを考慮すると，

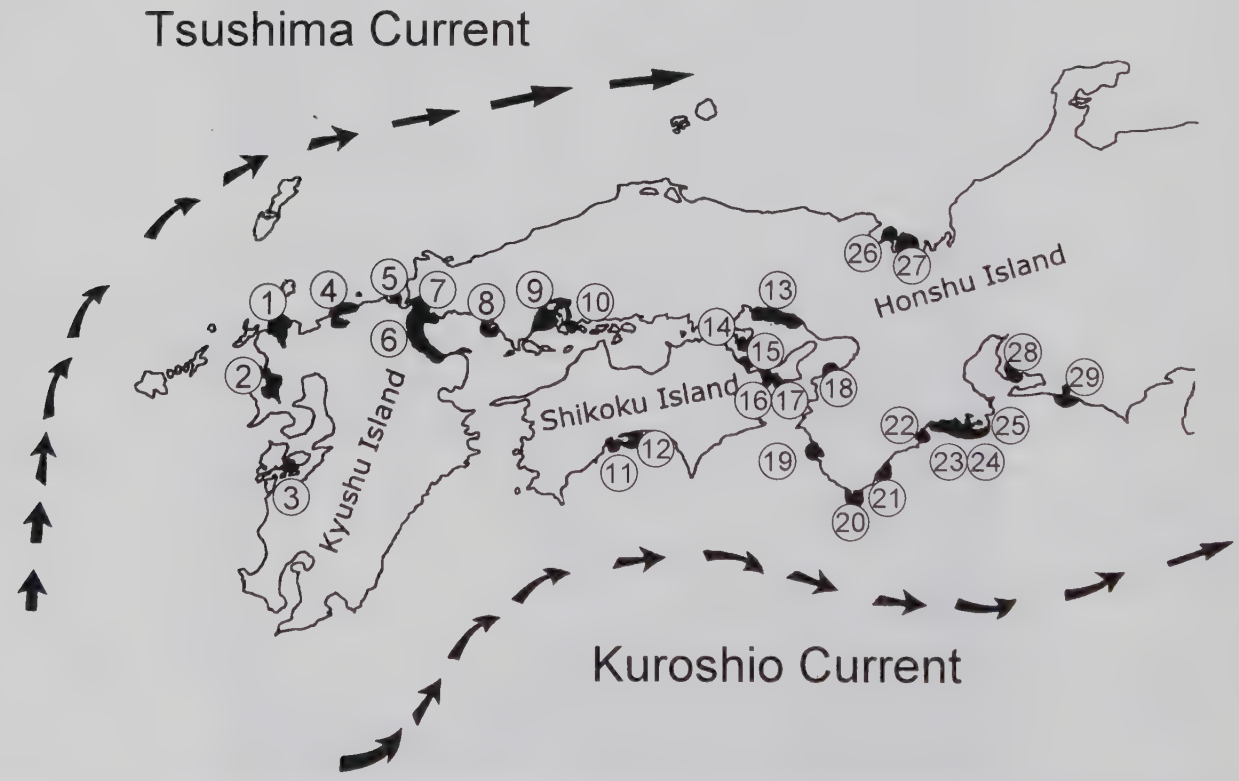


Fig. 4. Occurrences of *Heterocapsa circularisquama* in the western Japan. Numbers in the map are refered to Table 1.

Table 1. Record of *Heterocapsa circularisquama* blooms in western Japan

No.	Location	Prefecture	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000
1	Imari Bay	Saga	–	–	–	?	–	–	–	?	?	–	–	61	310
2	Omura Bay	Nagasaki	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	2,884	3
3	Kusu-ura Bay	Kumamoto	–	–	–	–	–	–	**250,000**	60	–	–	–	–	–
4	Fukuoka Bay	Fukuoka	–	**26,000**	–	–	–	–	–	–	–	–	–	113	186
5	Wakinoura Port	Fukuoka	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**3,180**	
6	Buzen Sea	Fukuoka, Oita	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**20,000**	7,000	1,000	600
7	Suo-nada	Yamaguchi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**7,930**	**36,000**	1	1
8	Kasado Bay	Yamaguchi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3
9	Hiroshima Bay	Hiroshima	–	–	–	–	–	–	–	**9,000**	0.009	**51,200**	**30,000**	1,000	–
10	Okunouchi Bay	Hiroshima	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**16,000**	2,500	3,000	–
11	Nomi Bay	Kochi	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–
12	Uranouchi Bay	Kochi	**8,820**	–	–	–	–	–	–	3	–	2,360	5	5,320	72
13	Harima-nada	Hyogo	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
14	Uchinoumi	Kagawa	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	0	31	335
15	Harima-nada	Kagawa	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
16	Uchinoumi	Tokushima	–	?	–	–	–	–	–	–	–	–	3,300	1	–
17	Fukura Bay	Hyogo	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9,920	–
18	Osaka Bay	Osaka	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
19	Tanabe Bay	Wakayama	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	224
20	Kushimoto Port	Wakayama	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3
21	Urakami Inlet	Wakayama	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	34
22	Hiketa Bay	Mie	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	40
23	Aso Inlet	Mie	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	630	20
24	Gokasho Bay	Mie	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	260	–
25	Ago Bay	Mie	–	–	–	–	**87,420**	980	**55,800**	**5,000**	**20,000**	3,850	0.01	3,860	3,056
26	Maizuru Bay	Kyoto	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	990	–	–
27	Obama Bay	Fukui	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**79,200**	4,588	612	35
28	Chita Bay	Aichi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	**4,000**
29	Lake Hamana	Shizuoka	–	–	–	–	–	**9,950**	–	–	–	–	–	–	–

The data represent maximum cell density (cells/mL) during the bloom periods and ■ denotes the associated fisheries damage

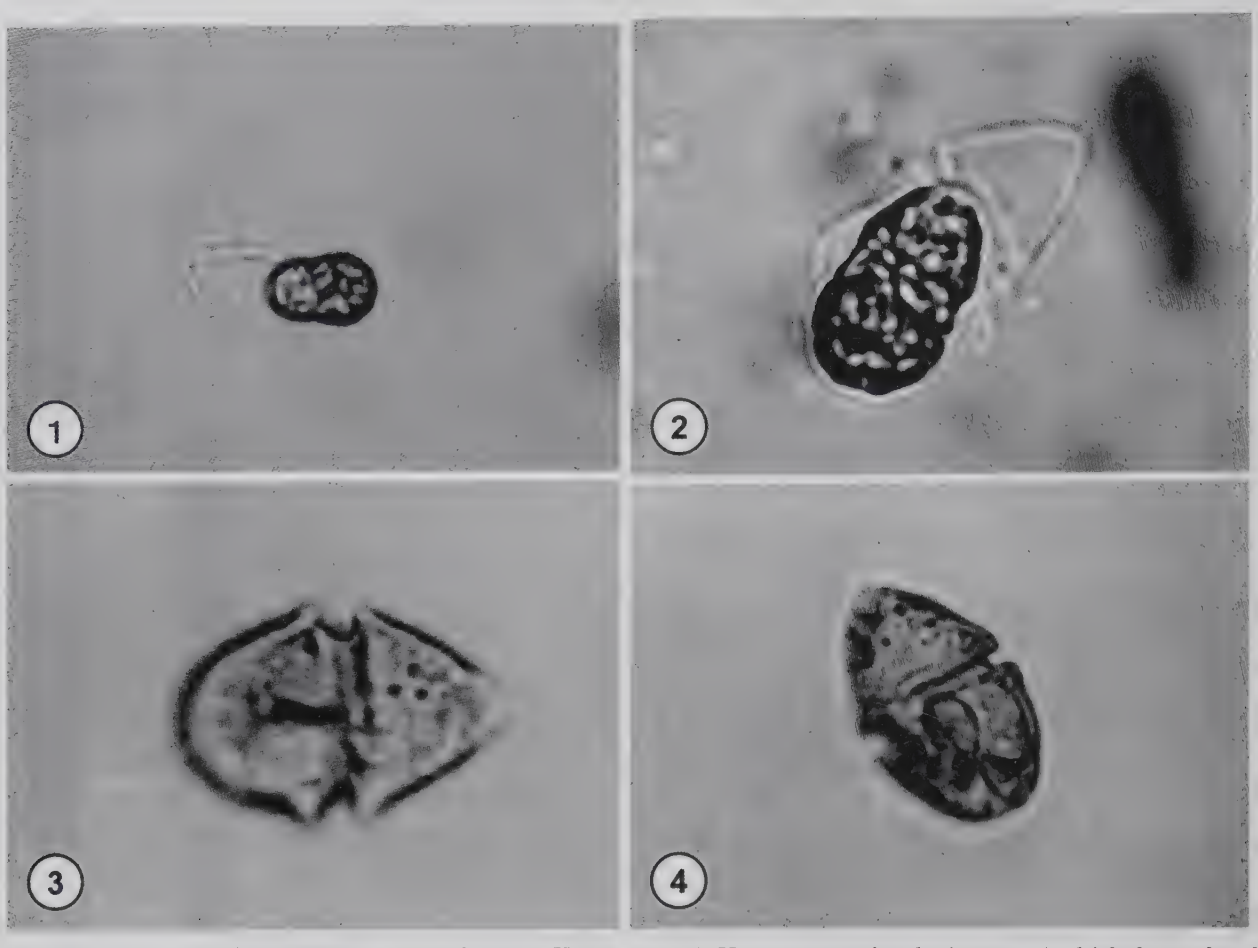


Fig. 5. Micrograph of causative species of genus *Heterocapsa* (=*Heterocapsa circularisquama)* which formed red tide before 1992. 1-2: *Heterocapsa* sp. occurred in Uranouchi Bay, September 1988 (provided by Murata H., Kochi Prefectural Fisheries Experimental Station). 3-4: *Heterocapsa* sp. occurred in Fukuoka Bay, August 1989 (provided by Tanaka Y., Fukuoka Prefectural Fisheries Experimental Station).

*H. circularisquama*は近年になって急速に台頭してきた新興赤潮生物であると考えられる。

1989年の福岡湾，1992年の三重県英虞湾と本種の赤潮は西日本海域で散発的に発生していたが，1994年以降はほぼ全海域で出現が見られるようになり，2000年の段階では全29海域で延べ43回赤潮を形成している(Table 1)。そのうち半数近くにあたる18件に漁業被害が発生している。最も赤潮発生の頻度が高いのが英虞湾で，1992年以降8回赤潮が発生し，貝類養殖業に深刻な影響をもたらしてきた。なお，漁業被害の概要については次号以降にとりまとめることとする。

西日本海域における水平分布を見ると，日本海側は若狭湾沿岸の以西，太平洋側は浜名湖（岡本, 1995）以西の海域に限定されている。特に黒潮や対馬海流などが接岸し，かつ閉鎖性の強い内湾域において赤潮の発生が多く見られる。この分布は*Chattonella*属や*Karenia mikimotoi*など本邦の主要な赤潮生物の分布とよく一致する。一方で，関東，北陸，および東北海域では赤潮も遊泳細胞も確認されていない。西日本海域の中でも，閉鎖性が強いものの，冬期水温が低く推移する有明海や燧灘では赤潮も遊泳細胞も確認されていない。こうしたことから，*H. circularisquama*は本邦の主要な赤潮構成種と同様に温帯・亜熱帯を中心に分布する種で，分布を制限する要因として，水温が深く関与していることが推察される。ただし，比較的水温が高く，閉鎖性も強い豊後水道域や鹿児島湾などは*H. circularisquama*が出現しても不思議ではない海域であるが，現在までの所遊泳細胞の出現や赤潮発生の報告は見られない。この原因については今後検討する必要がある。

なお，本邦以外の海域での*H. circularisquama*の発生は従来知られていなかったが，1982年に香港で本種を原因とする赤潮が発生していたことが最近報告された（Iwataki *et al.*, 2002a)。しかしながら，この赤潮における漁業被害の有無については不明であった(Iwataki *et al.*, 2002a)。今後本種による赤潮が世界的に拡大する可能性もあり，本種の分布状況を正確に把握する必要性がある。

Fig. 6. Photographs of dead shellfish species during *Heterocapsa circularisquama* red tide. 1: Cultured pearl oyster *Pinctada fucata* in Ago Bay, 1992, 2: Cultured Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Hiroshima Bay, 1995, 3: Cultured *C. gigas* in Hiroshima Bay, 1998, 4-5: Dead shellfish species; *Ruditapes philippinarum, Musclista senhousia,* and *Mytilus galloprovincialis* in Hiroshima Bay, 1998.

第 3 章　*Heterocapsa circularisquama* 赤潮発生期の環境要因

赤潮の発生自体は，地震や台風同様，人間の手で直接制御することは困難である。しかし，いつどの様な条件で赤潮が発生するのかといった「予察」が可能になれば，漁業被害を最小限に抑えることも可能である。特に，赤潮原因生物の現場個体群動態と，気象・海況等の環境因子の変動との因果関係を明らかにすることは，赤潮の発生機構を解明するための最も基本的な要素である。こうした因果関係を解明するためには，特定の海域で周年を通じた現場調査を行い，物理，化学，生物学的要素と，赤潮発生との因果関係を明らかにし，その中でもどのような要素が赤潮発生と深く係わっているのか，取捨選択を行いつつ解明することが大事である。また赤潮発生に係わる環境要因は湾毎に異なっていることが近年明らかになりつつあり，ある一つの湾の結果から赤潮予測式を作成することは難しいことが指摘されている（柳，1997）。従って，複数の湾の調査結果から共通項を抜き出すことにより，普遍的な赤潮発生機構のモデル化が達成できるものと期待される。以上のような観点から，本章では，*H. circularisquama* 赤潮が最も頻繁に発生している代表的な湾である英虞湾と広島湾を対象に，それぞれ 4 ヵ年に亘る現場調査を実施し，本種個体群の増殖に影響を及ぼしていると考えられる環境要因の抽出を試みた。

第1節 英虞湾における*H. circularisquama*赤潮の発生環境

英虞湾は三重県南東部に位置し，志摩半島に囲まれた，典型的なリアス式内湾である。本湾は多数の枝湾を有し，波穏やかで気候も温暖なことから古くから真珠生産用のアコヤガイ養殖が盛んに行われている。本湾における1980～1995年までの累計真珠生産高は，愛媛県に次いで第2位である。

英虞湾は枝湾が水路のように湾奥部まで侵入し，奥行きに比べて湾口が狭く，湾内と比べ湾口部の水深が浅いため，海水交換がきわめて悪い閉鎖性水域である。また，底質はヘドロで厚く覆われているため，成層期には貧酸素が発達する（中西ら，2001）。このように底質悪化と海水停滞が激しいため，周辺海域と比較しても，古くから赤潮が頻発する海域として知られていた（岡村，1916）。西川（1901，1903）は本湾で*Gonyaulax polygramma*や*Karenia mikimotoi*の赤潮が発生し，アコヤガイの大量斃死を引き起こしたと報告している。1930年代には度重なる*K. mikimotoi*の赤潮の被害を防ぐため，駆除剤として硫酸銅を漁場に散布して一定の防除効果を得たという（尾田，1935）。1984年にも，熊野灘一帯で発生した*K. mikimotoi*の広域赤潮と赤潮崩壊時の貧酸素水塊の発達のため，アコヤガイに甚大な被害を及ぼした（和歌山県水産試験場，1986）。このように，英虞湾におけるアコヤガイ養殖は，*K. mikimotoi*等を原因とする赤潮や貧酸素によって甚大な影響を被ってきた。

1992年夏期と秋期に，この英虞湾全域で*H. circularisquama*による赤潮が初めて発生し，湾内で養殖されているアコヤガイが大量に斃死した。以後，*H. circularisquama*は同湾で毎年のように赤潮を形成するなど，西日本における頻発海域の一つにあげられている。本節では*H. circularisquama*赤潮発生時の環境要因を抽出するため，1992～1995年の4年間，英虞湾における*H. circularisquama*赤潮の発生と海況との関連について調査した結果について述べる。

材料および方法

観測は原則として英虞湾中心部に位置するStns. A～Bにおいて行った（Fig. 7参照）。1992年はStns. A，B，2において，1993～1995年はStn. Aにおいて採水とCTD（YSI社製，Model 58）による水温・塩分の観測を行った。なおStns. AとBは直線距離で数百mで地勢学的にはほぼ同一の海域と考えられる。1992年の赤潮発生前後にあたる7月29日と8月5日には，湾奥部立神浦のStns. 1から4において，層別の海況調査も測定した。その他赤潮最盛期には湾内各所での臨時調査も行った。溶存酸素（DO）のデータは三重県水産技術センター（1993，1994）の調査結果を参照した。

採水はバンドーン式採水器を用いて行った。午前中に0，2，5，10，底層直上1 m（以後B-1 m）を層別に採水し，1,000mL容のポリ容器に入れて研究室に持ち帰っ

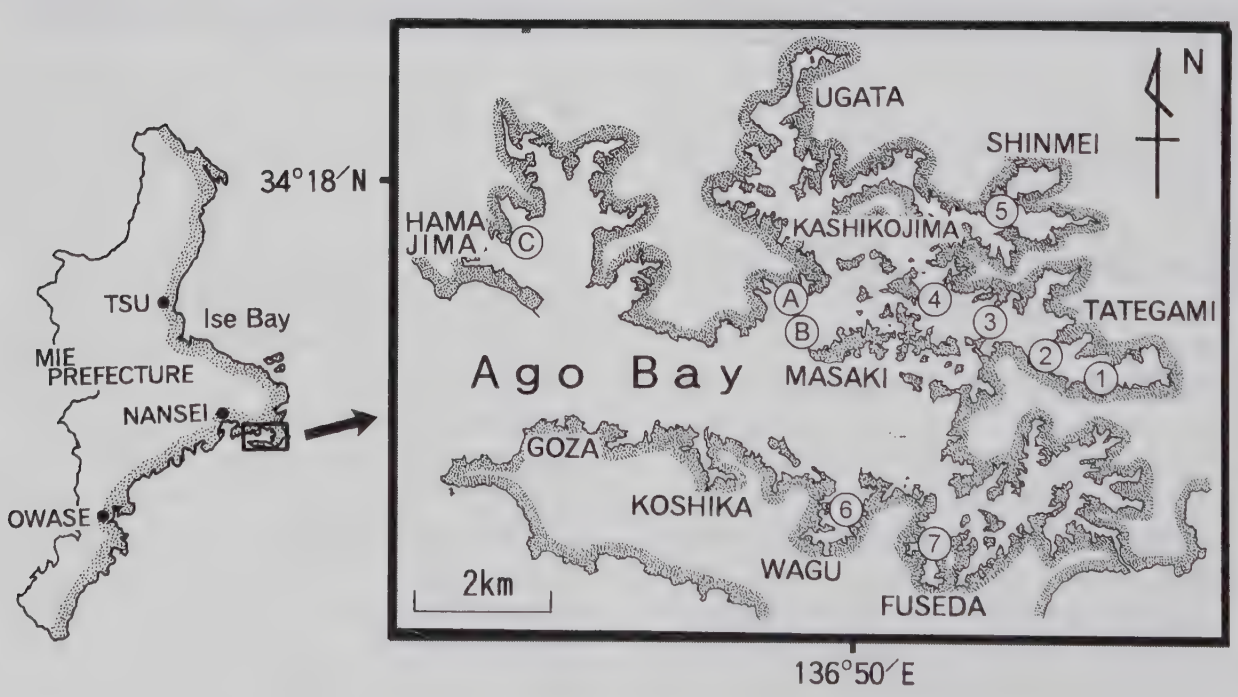


Fig. 7. Locations of meteorological observatories (left) and sampling stations (right) in Ago Bay

た。試水はそのまま瀬戸内海区水産研究所へ送付し，翌日植物プランクトン細胞密度を顕微鏡下で計数した。計数は基本的に試水1mLについて2回行い，それらの平均値をその層の細胞密度とした。細胞密度が高く計数が困難な試料については，適宜ろ過海水で希釈して計数を行った。水柱の細胞密度は各層の細胞数を平均して求めた。1995年度の赤潮時には，捕食者等の計数も同時に行った。この際，一部の海水はそのまま20℃のインキュベーターで培養し，*H. circularisquama* と捕食者の推移を実験室内で観察した。

気象等のデータは英虞湾に近い南勢町の気象観測定点のデータを用いて解析した。

結　果

1992年度*H. circularisquama* 赤潮の推移

赤潮の推移

英虞湾において*H. circularisquama*を原因とする赤潮が最初に確認されたのは8月16日で，場所は湾南部のStn. 6（和具浦）であった。8月21日には湾南部全域がかなり濃密な赤潮状態となり，Stn. 6においては最高細胞密度87,420cells/mLを記録した。Table 2を見ると，この赤潮期間中，細胞密度が常時高く推移したのは，Stn. 6，7（布施田）などの湾南部，あるいは湾東部の立神浦であった。Fig. 8に，赤潮最盛期のStn. 2における*H. circularisquama*細胞密度の鉛直分布な変化を示す。本種の細胞は，夏期赤潮時には水深5m付近に高密度で分布しており，他の観測点においても，4～6m付近にかけて高密度で分布していた（以後高密度分布層と称する）。表層付近の細胞密度は，湾の最奥部を除き，2,000 cells/mLを越えることはなかった。赤潮は9月になると衰退し始め，代わって*Chaetoceros* spp.を中心とする珪藻類が優占した。

Fig. 9にStn. Bにおける*H. circularisquama*の経時的な推移を示した。*H. circularisquama*の赤潮は9月に入って一旦終息したが，10月下旬に再び増殖がみられた。8月の赤潮は湾南部を中心に発生したが，10月以降の赤潮は立神浦，神明浦など湾東北部を中心に発生した。最高細胞密度は湾東部の立神浦で，22,000 cells/mLを記録した（Table 2）。その後，細胞密度は11月中旬をピークとして緩やかに減少し，12月の中旬以降に1 cell/mL以下になった。夏期赤潮時に比べ，高密度分布層は1m付近と浅かった（Fig. 8）。他の観

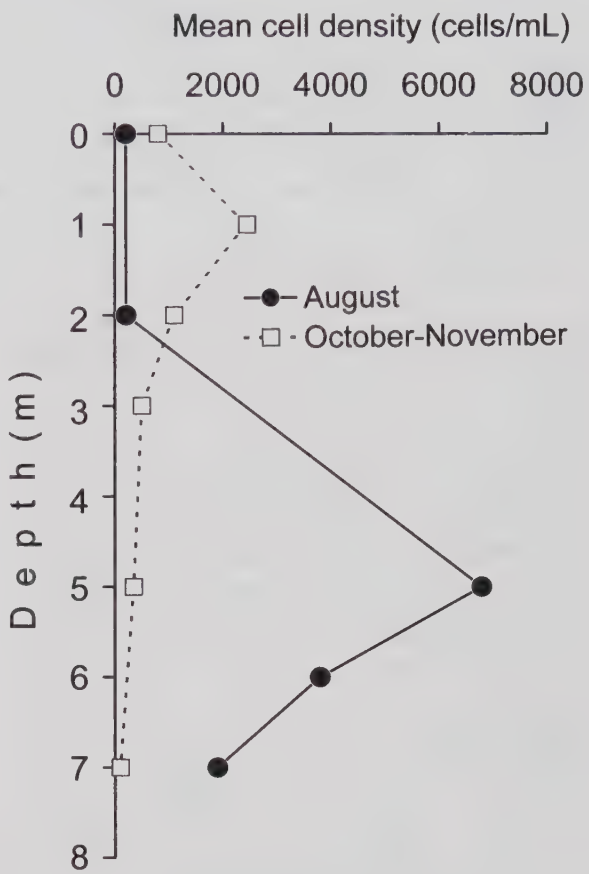


Fig. 8. Vertical distribution of *Heterocapsa circularisquama* cell density in summer (20～28 August) and autumn red tides (25 October-5 November) at Station 2 in 1992

Table 2. Record of maximum cell densities of *Heterocapsa circularisquama* during the bloom periods in Ago Bay, 1992

Stns.	Name of Inlet	August (cells/mL)	Oct.～Nov. (cells/mL)
B	Masaki	8,400	3,500
C	Hamajima	4,200	760
2	Tategami	17,520	22,000
5	Shinmei	7,400	4,700
6	Wagu	87,420	-
7	Fuseda	18,800	3,540

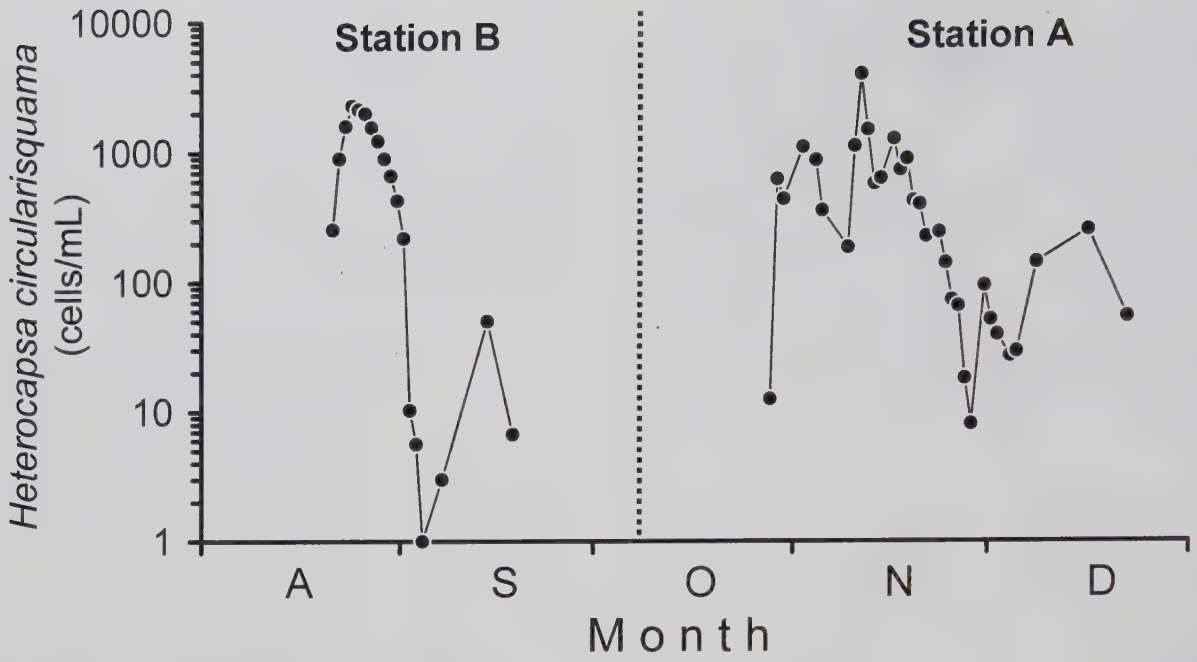


Fig. 9. Changes in mean cell density (0～5 m depth) of *Heterocapsa circularisquama* at Station A and B, Ago Bay, in 1992

測点においても，1～2 m付近にかけて高密度で分布していた。また，発生期間が約一カ月と長期に及んだ。なお，調査が終了した12月上旬以降も低密度ながら*H. circularisquama*の遊泳細胞は観察されており，1 mLの検鏡で遊泳細胞が見られなくなったのは1993年2月上旬以降であった。

気象および海象

夏期と秋期赤潮の発生前の降水量はいずれも平年に比べて多く，夏期は8月上旬から中旬にかけて平年の3.2倍，秋期は9月下旬から10月上旬にかけて平年の2.3倍であった。また，夏期赤潮発生直前の8月3日から4日にかけ台風9号が接近しており，同月平均風速である1.1m/sを大きく上回る平均4.5m/sの東北東の風が記録された。

Stn. Aにおける水温変化をFig. 10に示す。梅雨明け後，晴天が続き，水温成層が発達したが，8月3～4日には台風9号の接近により成層が完全に崩壊した。この時，0 mではわずか2日間で7℃にも及ぶ急激な水温低下が観測された。その後，再び弱い成層が形成されたが，台風通過前のような成層の発達は認められなかった。

こうした海況の中で，8月16日に最初の赤潮が確認された。この時の水温は，高密度分布層である水深5 m層で23.8～26.9℃の範囲であった。秋期赤潮発生時の高密度分布層である水深2 m層で16.9～22.2℃の範囲に

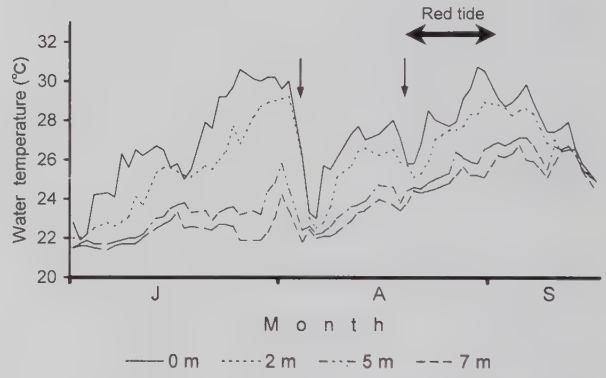


Fig. 10. Changes in water temperature at four different depths at Station A in 1992

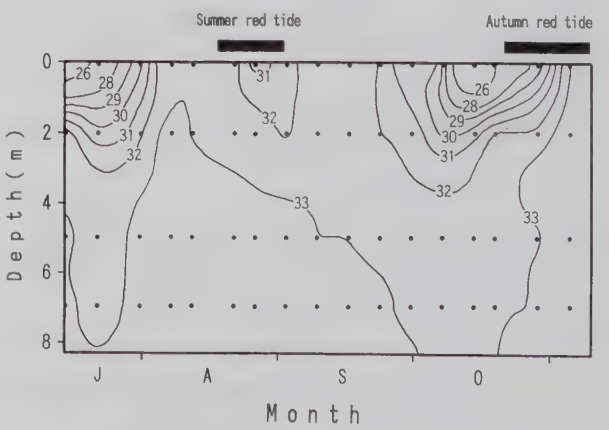


Fig. 11. Temporal changes of vertical salinity profiles at Station A in 1992

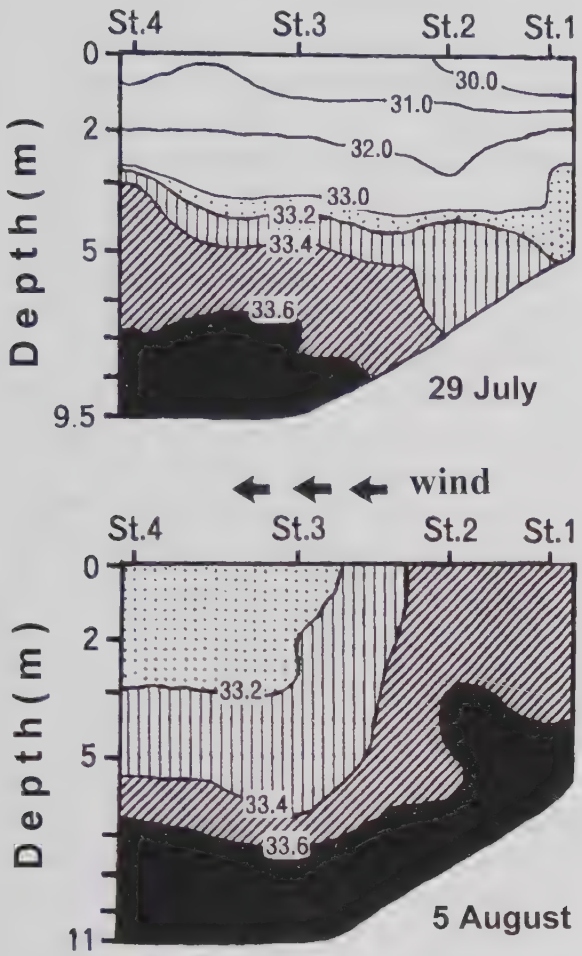


Fig. 12. Vertical salinity profiles at Tategami Inlet in 1992. Upper: 29 July, before typhoon, Lower: 5 August, after the typhoon. Arrows denote direction of strong winds.

あり，夏期に比べ5～7℃程度低かった。次にFig. 11にStn. 2における塩分の経時的な鉛直分布を示す。8月に発生した赤潮時の塩分は，分布中心の5m層で33.2～33.4psuの範囲であった。9月以降は降雨量が多かったために，表層塩分が低めに推移していた。10～11月にかけての赤潮発生時の塩分は，本種の分布中心層である2m層で30.5～32.2psuの範囲にあった。

湾東部の立神浦における，台風9号通過前，通過直後の塩分の鉛直断面の変化をFig. 12に示す。台風通過前の塩分は表層で30psu以下，底層で33.6psu以上を示し，顕著な密度成層が発達していた。一方，台風通過直後には完全に成層が崩れ，表層と底層の塩分差が0.4psu以下となった。

Stn. 2における酸素飽和度の推移（Fig. 13）をみると，7月下旬と9月の上・中旬に20%以下の値が観察されている。しかし，台風の来襲による激しい鉛直混合のため，赤潮発生期には顕著な貧酸素化現象は観察

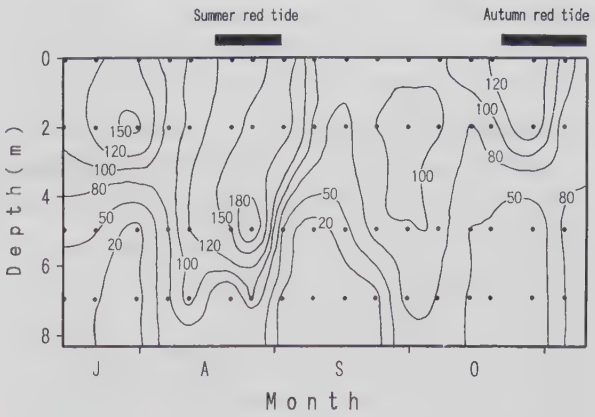


Fig. 13. Vertical profiles of dissolved oxygen concentration (saturation percentage, %) at Station 2 in 1992

されなかった。*H. circularisquama*赤潮最盛期には，高密度分布層で溶存酸素の過飽和現象がみられた。

競合生物

*H. circularisquama*以外の植物プランクトンの種類別の計数は，基本的に9月以降にしか実施していないため，8月に発生した*H. circularisquama*赤潮時の他種植物プランクトンの推移は不明である。但し，8月20日に行われた臨時調査時には珪藻類の細胞密度は1,000cells/mL以下であり，同時期の*H. circularisquama*の細胞密度よりかなり少なく推移していたと思われる。しかし，9月に入ると珪藻類の細胞密度は10,000cells/mLを越えるなど急激な増殖が認められた。10月下旬以降の赤潮時には，珪藻類が概ね1,000～3,000cells/mL程度観察されていた。

1993年度*H. circularisquama*赤潮の推移

赤潮の推移

*H. circularisquama*の遊泳細胞は1月上旬から2月上旬まで認められた。これは1992年10月に発生した赤潮の個体群が越年したものと思われる。しかし，3～7月にかけては*H. circularisquama*の遊泳細胞は全く観察されなかった（<1cell/mL）。次に初期細胞密度が観察されたのは8月下旬で，この時の細胞密度は120cells/mLであった（Fig. 14）。Stn. Aより奥部にあるStn. 2においては，8月上旬から10^2cells/mLの密度で本種の遊泳細胞が観察されていたことから，8月下旬の突然の出現は，湾奥部から高密度の個体群が逸散してきたためと判断された。その後Stn. Aにおいては，9月上旬に200cells/mL程度まで増殖したが赤潮まで発達せず，9月中旬以降は1cell/mL以下で推移した。

気象および海象

1993年は梅雨前線が6～8月まで西日本沿岸に停滞し続けたため，梅雨明けが宣言されることがなかった。この時期の降水量は平年の1.5倍で，日射量は1/3以下であった。このように，1993年度は異常な冷夏の年であった。こうした中，8月8～10日にかけては台風が通過し，15m/sを超える強い東風が観測された。これから2週間後に*H. circularisquama*が比較的高密度に出現していた。

7月の0mの水温は，22～24℃の範囲で推移し，25℃を越えたのは8月の下旬になってからであった。8月30日頃に27.9℃まで上昇したが以後は成層の崩壊とともに低下した。*H. circularisquama*が比較的高密度で出現した8月下旬から9月上旬にかけての水温は，高密度分布層で24.9～26.7℃の範囲にあった。

0mの塩分は7月から8月までのほとんどの期間，30psu以下で推移した。8月中旬に一時的に表層の塩分が32psuまで上昇しているが，これは台風による鉛直混合の影響であると考えられる。*H. circularisquama*が比較的高密度で出現した8月下旬から9月上旬にかけての塩分は，30.1～31.3psuの範囲にあった。

8月上旬に4mg/Lを下回る低酸素濃度が底層で一時的に観測された他は，著しい酸素濃度の低下は認められなかった。

競合生物

台風通過時に珪藻類が一時的に数cells/mLまで激減したが，その後速やかに10^3cells/mLの密度まで回復した。*H. circularisquama*の出現時期は珪藻*Chaetoceros* spp.の細胞密度が高めに推移していた。

1994年度*H. circularisquama*赤潮の推移

赤潮の推移

1～6月まで*H. circularisquama*の遊泳細胞は確認されなかった。7月下旬から8月上旬にかけて初期出現が認められ（Fig. 15），その後急激に増殖して8月8日前後にはStn. 2で早くも2,000cells/mLを越えて赤潮を形成した。Stn. A以外のほとんどすべての海域でも10^3cells/mLを越えるなど，1992年度以来の大規模赤潮となった。最高細胞密度はStn. 2で55,800cells/mLを記録した。高密度分布層は0～2mと比較的表層近くで観察された。その後細胞密度は8月下旬に一旦10cells/mL以下まで減少したがすぐに増加に転じ，9月上旬には2回目のピークを形成した。しかし5日後には急激に減少し，それ以降は1cell/mLを越えることはなかった。

気象および海象

この年の夏期の英虞湾は例年になく高温で推移していた。降水量も非常に少なく，平年の35%以下であった。

7月22～23日にかけて台風7号の影響による最高10m/sを越える強い東風（平均2.6m/s）が観測され，表層から底層の水温差が一時的に減少するなど明らか

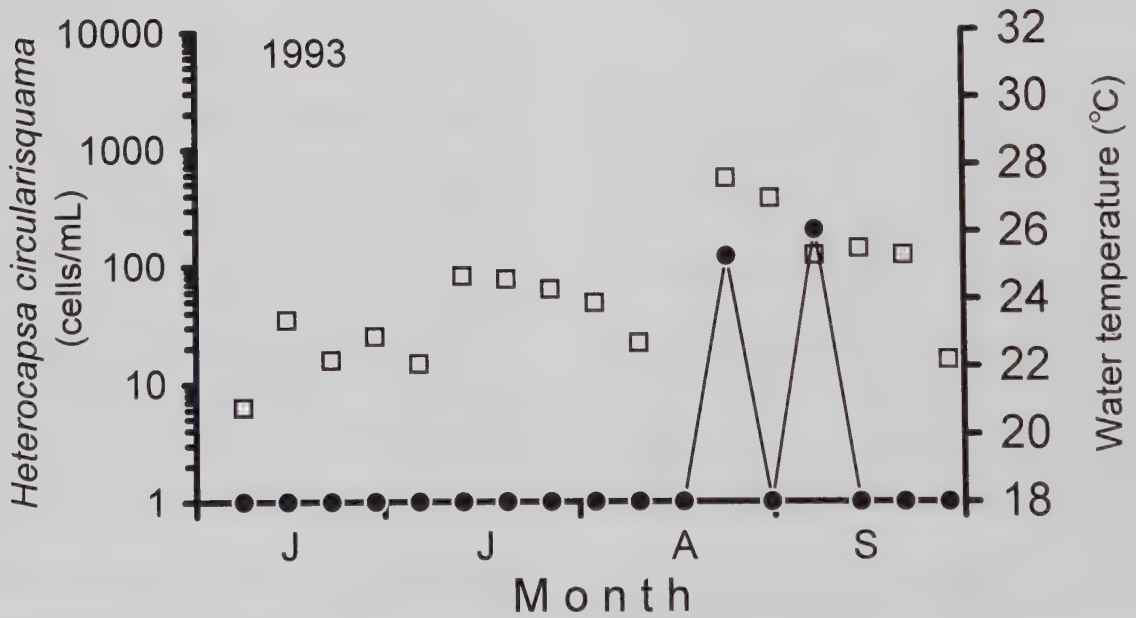


Fig. 14. Changes of mean cell density (0～15 m depth) of *Heterocapsa circularisquama* (●) and water temperature (□) at Station A in 1993

に鉛直混合が発生していた。その一週間後に第一回目のピークが発生していた。

水温は例年になく高く推移していた。0 mの水温は7月の上旬の段階で既に30℃に達し，この状態は9月上旬頃まで続いた。*H. circularisquama*の高密度分布層の水温は，28.1～31.5℃の範囲にあった。

塩分は梅雨時期の降水量が著しく少なかったため高めに推移していた。0 mの塩分でみても7月～9月にかけて33psu以上であり，湾内は例年になく高塩分化していたと言える。*H. circularisquama*が高密度で出現した時の分布中心域の塩分は，33.1～34.1psuの範囲にあった。

7月18日頃からB-1mの溶存酸素濃度が3 mg/L以下になり，8月23日には2 mg/L以下の貧酸素水塊が水深5m付近にまで達していた（B-1mでは無酸素状態）。8月29日～9月5日にかけては大潮によると思われる湾外水の侵入のため，B-1mの貧酸素が一時的に改善したものの，9月上旬まではほとんど2 mg/L以下で推移していた。

競合生物

8月中旬頃までは*Chaetoceros* spp.は10^3cells/mLを越えるオーダーで推移していた。しかしながら，8月中旬から下旬にかけての*H. circularisquama*赤潮最盛期には，数cells/mL以下と極端に低い密度で推移していた。しかしながら，*H. circularisquama*赤潮が終息すると速やかに10^2cells/mL以上の密度まで回復した。

1995年度*H. circularisquama*赤潮の推移

赤潮の推移

1～6月まで，*H. circularisquama*の遊泳細胞は全く観察されなかった。しかしながら，7月上旬と例年になく早く初期出現が認められ，7月中旬は1,000cells/mL以下で推移した（Fig. 16）。7月24日以降は立神浦の水深7～10m付近で1,000cells/mLを越える一方，5 m以浅では100cells/mL以下で推移するなど，いわば「中底層赤潮」状態で推移した。Stn. Aにおける観測では150～180cells/mLの密度に達してピークを形成したが，その後緩やかに細胞密度は減少に転じ，8月7日以降は1 cell/mL以下で推移していた。10^3cells/mLを越える海域は立神浦や神明浦など湾の北部海域の中底層に限られており，細胞密度も10^4cells/mLを越えることはなかった。

気象および海象

夏期の英虞湾は前年度同様に高温で推移していた。降水量は著しく少なく，平年の22%以下であった。

水温は例年になく高く推移していた。0 mの水温は7月下旬頃から30℃前後で推移し，この状態は8月下旬頃まで続いた。*H. circularisquama*の高密度分布層（水深5～7 m）の水温は20.4～24.4℃の範囲で推移していた。

7月の中旬頃に梅雨末期の集中豪雨のため0 mでの塩分が27psuまで低下したものの，以後は太平洋高気

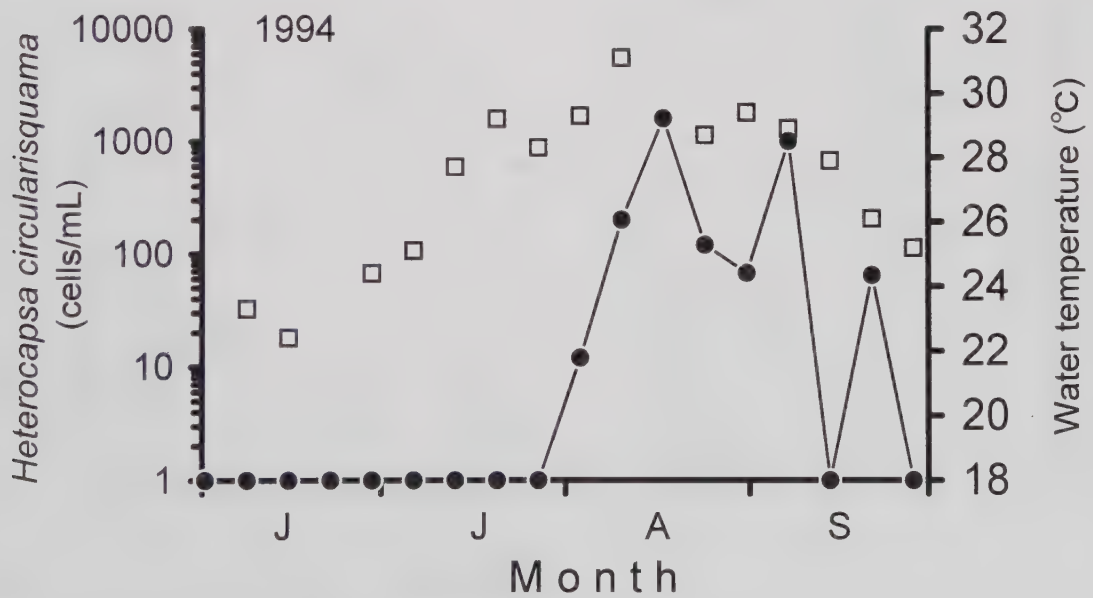


Fig. 15. Changes of mean cell density (0～15 m depth) of *Heterocapsa circularisquama* (●) and water temperature (□) at Station A in 1994

圧に覆われ降水量の少ない状態が続いたため，徐々に高塩分化していった。8月上旬には0mでも33psuを越えた。この年は底層部の高塩分化が特に著しく，8月はB-1mの塩分が湾外よりも高い35psuにも達していた。これは降水による淡水流入より蒸発量が多かったために，高塩分の海水が湾底層部に蓄積したためと推察された。*H. circularisquama*が高密度で出現した時の分布中心域の塩分は，31.5～34.2psuの範囲で推移していた。

1995年度は7～8月までB-1mの溶存酸素濃度が3 mg/L以下になることはなく，ほとんどが4 mg/L前後で推移しており，全4年間の観測中で最も貧酸素の発達が弱かった。

競合生物

Chaetoceros spp.は7月は10^2cells/mLを越える密度で推移していたが，水温の上昇とともに減少し，7月中旬には10cells/mL以下にまで減少した。8月は10^1～10^2cells/mLの範囲で推移していた。*H. circularisquama*の発生中，その他の珪藻としては*Leptocylindrus minimus*, *Pseudo-nitzschia* spp., *Thalassionema* sp.などが出現していたが，いずれも細胞密度は10cells/mL以下であった。鞭毛藻としては*Prorocentrum triestinum*が最高で20cells/mL出現していた。

捕食者の出現状況

1995年の赤潮時には捕食者について重点的に調査した。まず，赤潮最盛期におけるカイアシ類の現場個体群密度は0～5 individuals/mLの範囲にあり，比較的高い出現密度であった。ただ，この年は成層の発達が著しく，5～7m深の水温躍層付近とその直下に*H. circularisquama*も含めほとんどの植物プランクトンが集積していたこと，*H. circularisquama*がほとんど分布しない海域でも同様の密度で分布していたことなどから，*H. circularisquama*を主体に捕食することで個体群を増やしたのかどうかについては確認できなかった。*H. circularisquama*赤潮海水中に最も高密度で出現していた捕食者は，従属栄養性渦鞭毛藻*Gyrodinium dominans*で（Fig. 17），最高292cells/mLの細胞密度が観察された（7月26日のStn. 1，水深7m）。Fig. 18に7月24～29日にかけて観察された*H. circularisquama*と*G. dominans*の細胞密度を示した。*G. dominans*は*H. circularisquama*の細胞密度と密接に関連して出現していたことが分かる。調査では，*G. dominans*が比較的高密度で出現していた7月26～29日にかけてのStns. 1および4においては，食胞中に赤褐色の捕食物を有した個体が全体のおよそ21～67%（平均で41%）の範囲で観察された（Fig. 19）。これらの観察結果から，本種は比較的活発に*H. circularisquama*を捕食し，個体群減少に寄与していたものと思われた。しかしながら，7月26日にStn. 1の5m深から採水された現場赤潮海水の室内培養試験においては，*H. circularisquama*と*G. dominans*の両者とも4

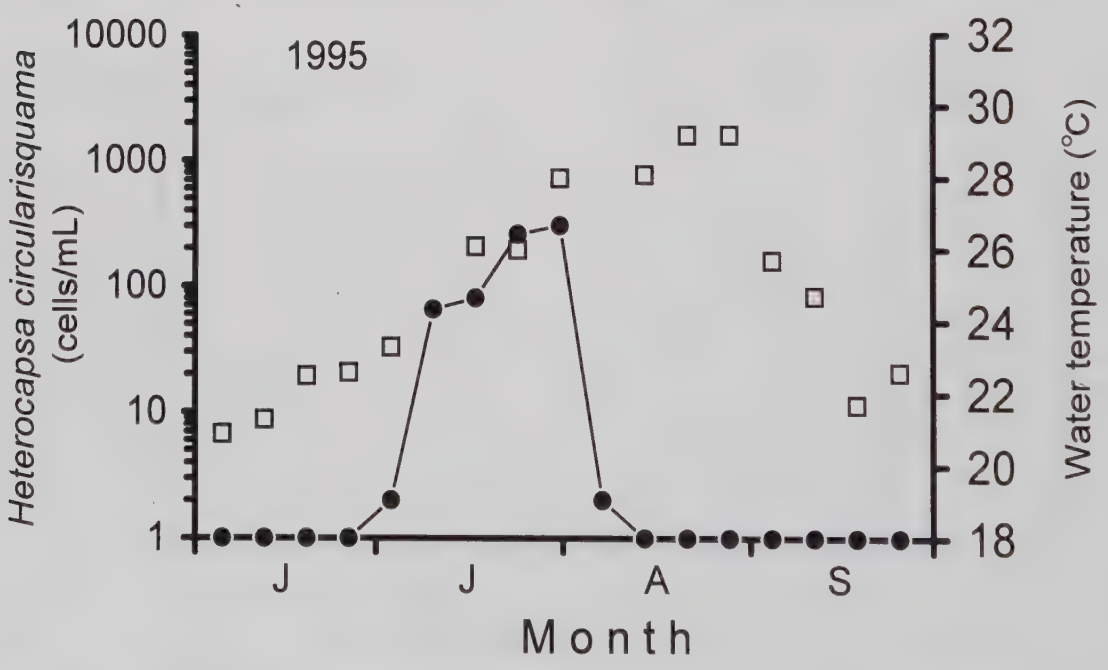


Fig. 16. Changes of mean cell density (0～15 m depth) of *Heterocapsa circularisquama* (●) and water temperature (□) at Station A in 1995

Fig. 17. Occurrences of predators during *Heterocapsa circularisquama* red tide periods. 1-2. Heterotrophic dinoflagellate *Gyrodinium dominans* (×1730, provided by Nagai K.). A reddish brown prey was observed in their foods vacuole. 3. Tintinnids ciliate *Tintinopsis* sp.(×405) 4. Nauplius copepod (×567).

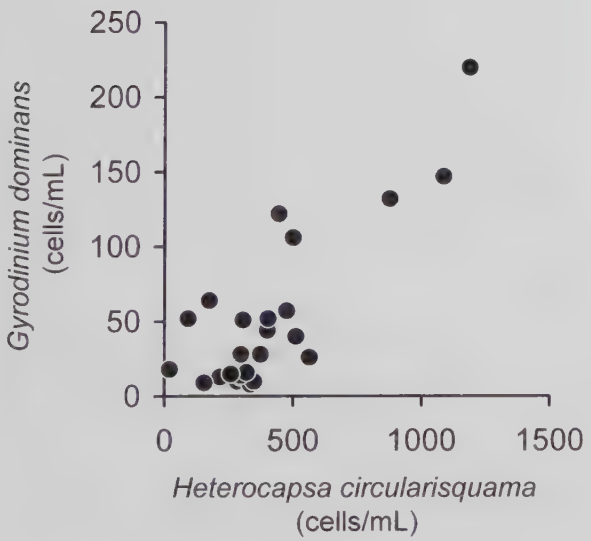


Fig. 18. Relationship between the occurrences of *Heterocapsa circularisquama* and their predator *Gyrodinium dominans* during the bloom periods (24～29 July) at Stations 1-4 and Station A in Ago Bay, 1995

日目までは急激な増殖も減少も認められず平衡状態を保ったままであった（Fig. 20)。同様な結果はStn. 1および4における4日間の連続観察においても認められた（Fig. 19)。このことから，この年の*G. dominans*は*H. circularisquama*の主要な捕食者であったものの，その捕食圧は赤潮を短期間で崩壊させる程ではなく，*H. circularisquama*の個体群の増大を抑制する程度に留まっていたと判断された。また，*H. circularisquama*の赤潮海水中には，有鐘繊毛虫の一種である*Tintinopsis* sp.（Fig. 17③）も最高16individuals/mL観察され，*H. circularisquama*を捕食している個体もいくつか観察された。しかしながら，高密度で出現していたStns. 1および4における4日間の現場観察中，*H. circularisquama*の急激な減少と*Tintinopsis* sp.の増加との関係は不明瞭であり，*G. dominans*同様，*H. circularisquama*の有望な捕食者ではあるものの，赤潮を短期間で崩壊させる程の捕食圧は有していなかったものと推察された。

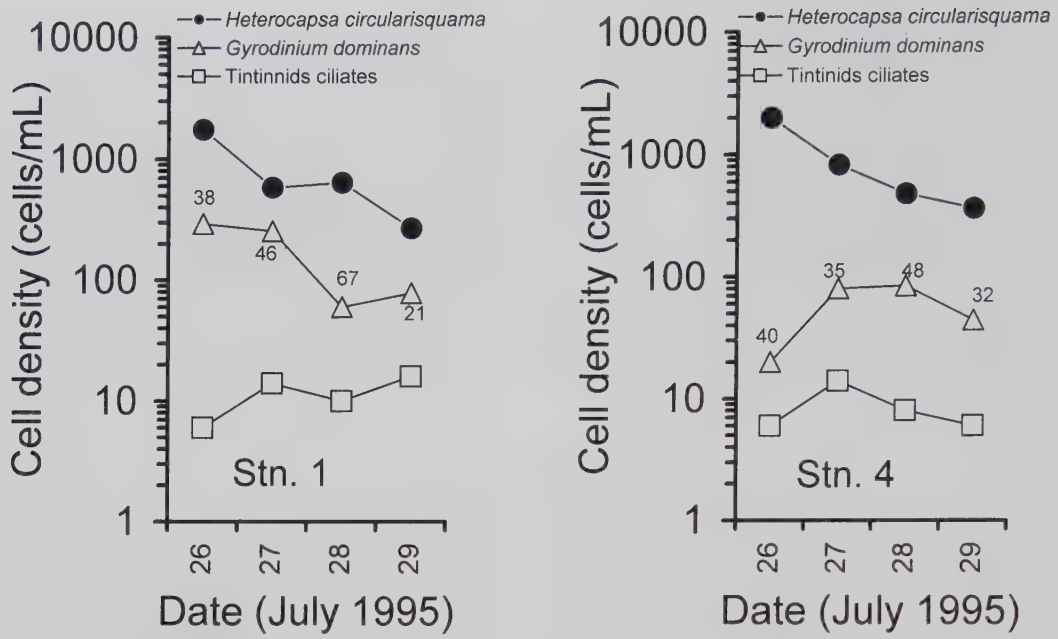


Fig. 19. Temporal changes of cell densities of *Heterocapsa circularisquama* and their predators in Ago Bay, 1995. Numbers near the open triangle denote the percentage of individuals containing reddish brown prey in food vacuole of *G. dominans*.

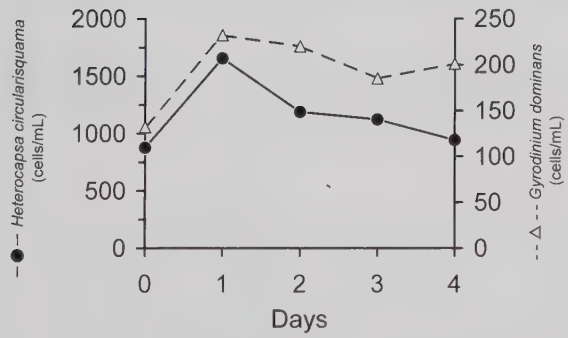


Fig. 20. Temporal changes of cell densities of *Heterocapsa circularisquama* (closed circle) and *Gyrodinium dominans* (open triangle) cultured under laboratory condition. The sample was obtained from 5m depth at Station 1 on 26 July. Two hundred mL of the seawater sample was sieved through a nylon mesh (58 μm diameter) and incubated under 20℃, 12hL:12hD, 50 μmol photons/m^2/s.

考　　察

1）初期発生期

英虞湾においては，*H. circularisquama*の初期出現は最高水温期の7～8月にかけて認められる。それ以前の冬期～春期にかけては遊泳細胞はほとんど検出されない。

有害鞭毛藻の初期個体群（シードポピュレーション[seed population]）としては，海底泥中で越冬した休眠胞子（いわゆるcyst）からの発芽が重要視されている。(Anderson and Wall, 1978; Lewis *et al.*, 1979; 今井, 1990)。これらの分布，底泥中の密度，あるいは発芽率などの動態がその後の個体群の推移に重要な影響を与えるといわれる。本邦で麻痺性貝毒の原因となる*Alexandrium*属や魚類に甚大な被害を及ぼすラフィド藻の多くは越冬性のシストを形成するため，これらの生活環における位置付けや現場における動態に関しては精力的に調べられ，シードポピュレーションとしての重要性が指摘されている（福代ら, 1982; 吉松, 1992; 竹内, 1994; 今井, 1990; Itakura and Yamaguchi, 2001)。

一方で，有害な鞭毛藻のすべてが越冬性のジストを形成するとは限らない。例えば，本邦沿岸域で広く赤潮を形成し，魚介類に甚大な被害を及ぼす渦鞭毛藻*Karenia mikimotoi*の生活環においては，シストなどの包嚢状接合体（hypnozygote）の存在は知られていない（高山, 1993)。海底泥を培養しても本種は出現せず，さらに最低水温期にも比較的高密度に遊泳細胞が認められることから（尾田, 1935; Honjo *et al.*, 1991; 寺田ら, 1987; 馬場ら, 1994)，本種は遊泳細胞の状態で越冬し，これが翌年のシードポピュレーションとなっ

ていると考えられている。同様なことは多くの*Prorocentrum*属や*Dinophysis*属でも指摘されている。

英虞湾における4ヵ年の調査中，遊泳細胞が認められない冬期から春期にかけての底泥を適宜採取して培養を試みたが，ほとんどの場合，本種の遊泳細胞を確認できなかった。しかし，まれに底泥培養から*H. circularisquama*と判断される細胞が出現することがある。また，赤潮末期の底泥中には鎧板を失い，球形化した細胞集塊が多数認められ，これらは新鮮な海水中で培養されるとすみやかに*H. circularisquama*の遊泳細胞に復活する。ただ，この非遊泳細胞を含んだ底泥を10℃以下の暗所に1ヵ月以上保存すると，ほとんどが死滅してしまう（内田，私信）。

一方，1993年には，前年の秋期赤潮の個体群が越年し，最低水温期の2月まで遊泳細胞が認められている。こうしたことを考慮すると，英虞湾においては，*H. circularisquama*は非遊泳細胞および遊泳細胞の形態で越冬しており，特に後者の割合が高いものと推察される。

2）赤潮形成期

赤潮発生時の気象および海象の特徴

英虞湾における4ヵ年の調査中，最高細胞密度が10^4 cells/mLを越えるような大規模な赤潮は1992年と1994年に発生した。まず赤潮形成期の水温を見ると，1992年は平年並みであったが，1994年は著しく高水温の年であった。1995年も1994年と同様に高水温で推移し，1993年は例年になく低温で推移していた。1992年（大規模）と1995年（中規模）は水温でみる限り大きな違いはないことから，年による水温の高低は必ずしも赤潮発生の規模を大きく左右しているとは判断されなかった。ただ発生時期はいずれの年も7～8月の高水温期に集中していること，低温だった1993年の発生が小規模だったことから，基本的に高水温の海況の時に赤潮が発生しやすいと言える（Table 3参照）。

次に塩分について述べると，大規模発生年である1992年は赤潮発生期間中，降水量の多い年で，塩分も若干低めで推移した。しかし，同様に大規模発生年であった1994年は猛烈な渇水の年であった。さらに，1994年と同じように高塩分（かつ高温）で推移した1995年は中規模発生で，降水量が多く，しかも低塩分で推移した1993年は小規模発生年であった（Table 3参照）。このことから，大規模赤潮は比較的高塩分環境下で発生しやすいものの，高塩分の年に赤潮の規模が大きくなるとは限らないようである。元来英虞湾には大きな流入河川がなく，外洋に直接面しているため，周年を通じて塩分濃度が比較的高い濃度で推移する海域である。従って，1992～1993年のように降水量が異常に多い年を除けば，降雨とそれに伴う塩分変動が本湾における赤潮の規模を直接左右しているとは考えられなかった。

貧酸素水塊の発達と赤潮発生との関連

Fig. 21に*H. circularisquama*が最も頻発する湾奥部の立神浦（Stn. 2）における4ヵ年の溶存酸素の推移を示した。図を見ても分かるとおり，大規模な赤潮が発生した1992年および1994年には，赤潮発生期の底層部に2 mg/L以下の強い貧酸素水塊の発達が認められている。逆に赤潮の規模が小さかった1993年と1995年は顕著な貧酸素水塊の発達は認められなかった。このことから，英虞湾における*H. circularisquama*の大規模な発生と貧酸素水塊の発達とが密接に関連していると考えられる。一般的に大規模な赤潮の発生には，降雨による陸上からの栄養塩の補給や貧酸素水塊の発達による底泥からの栄養塩の溶出が深く関わっていると言われている（飯塚，入江，1969; 飯塚，入江，1972）。こうしてもたらされる多量の栄養物質を赤潮生物が利用することで，大規模な赤潮発生が促進されていると考えられている。*H. circularisquama*の場合，降水量が多かった1993年はむしろ小規模赤潮発生年であったこと，英虞湾という流入河川のほとんどない海域では，赤潮発生に必要な栄養物質は，陸上よりも海底泥から

Table 3. Environmental conditions during the red tide due to *Heterocapsa circularisquama* that occurred in Ago Bay (Water temperature and salinity were obtained from a depth of 0～5 m)

Year	Water temperature (℃) Range (mean)	Salinity (psu) Range (mean)	Precipitation June～July	Bottom oxygen	*Heterocapsa circularisquama* red tide scale
1992	24.8～30.7 (27.7)	33.2～33.4 (33.3)	320%	＜2mg/L	Large
1993	22.7～27.1 (25.1)	30.1～32.6 (31.7)	150%	2～3 mg/L	Smale
1994	28.1～31.6 (29.5)	33.1～34.1 (33.7)	35%	＜2mg/L	Large
1995	22.8～30.2 (27.8)	31.5～34.2 (33.3)	22%	4～8 mg/L	Moderate

溶出・供給される方に強く依存していると考えられ（山本，大中，1999），その場合，底層でヘドロが分解することにより発生する貧酸素水塊からもたらされる窒素やリンなどの栄養物質が，本湾での大規模赤潮を誘発する温床となっていると考えられる。

英虞湾や五ヶ所湾など志摩・度会海域の多くの枝湾で頻発する赤潮生物としては渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi*が知られている（尾田，1935; Honjo *et al.*, 1991; 山本，大中，1999）。塩川ら（1966），飯塚，入江（1969）および小泉ら（1994）が報告しているように，本種の赤潮と底層の貧酸素水塊の発達とは密接に関連している。さらに，貧酸素水塊が赤潮形成に及ぼす影響で最も重要なのは増殖に必要な窒素やリンなど栄養塩の供給だけに留まらないと考えられる。貧酸素などによって形成された底層水は，鞭毛藻に対して増殖促進作用を示す有機物（倉田，1970; 上野，長井，1973; Hirayama and Numaguchi, 1972; 本城，1974; 西島，1985; Uchida *et al.*, 2001）や微量金属（岩崎，1973; Montani and Okaichi, 1982; Okaichi *et al.*, 1989; Imai *et al.*, 1996）などが多量に含まれると考えられる。さらに，飯塚，入江（1969）が指摘するように，底層水に多量に含まれる硫化物は銅など鞭毛藻に対する有害な金属を減毒したり，逆にキレート作用で増殖を促進したりする作用も知られている。*H. circularisquama*が天然海水中に存在するレベルの銅でどの程度増殖が抑制されているのか知見はないものの，海水中における硫化物の増大が微量金属などの利用や減毒に有効に働いている可能性は十分に考えられる。

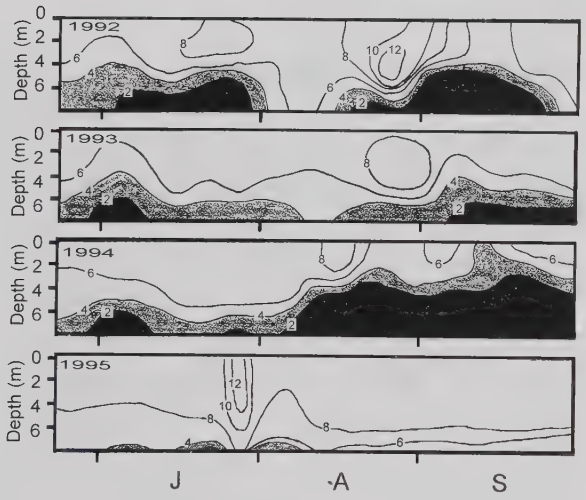


Fig. 21. Temporal changes of vertical profile of dissolved oxygen concentration (mg/L) in Station 2 (Tategami Inlet). The data sets were obtained in part from Mie Prefecture (1995).

大規模赤潮発生と鉛直混合との関連

Fig. 22に大規模赤潮発生年であった1992年と1994年の各層水温および*H. circularisquama*の出現密度を併記した図を示す。英虞湾の特徴として，貧酸素水塊の発達時期に台風通過を原因とする著しい海水の鉛直混合が起こると，その後10～14日間経過して*H. circularisquama*が急激に増殖し，場合によっては赤潮を形成することが指摘される。英虞湾においては，湾の南方海上を台風の中心が通過すると一時的に強い東風が卓越する。こうした気象条件になると，湾口部が西側に開口している本湾では，低塩分の表層水が湾外に押し出され，逆に沖合からの底層水の侵入・湧昇が発生する（三重県水産技術センター，1994）。1992年および1994年の大規模赤潮発生直前は，この現象が各々の枝湾にまで及ぶなど，かなり大規模な現象が生じていた。これはFig. 12に示した1992年の立神浦における鉛直的

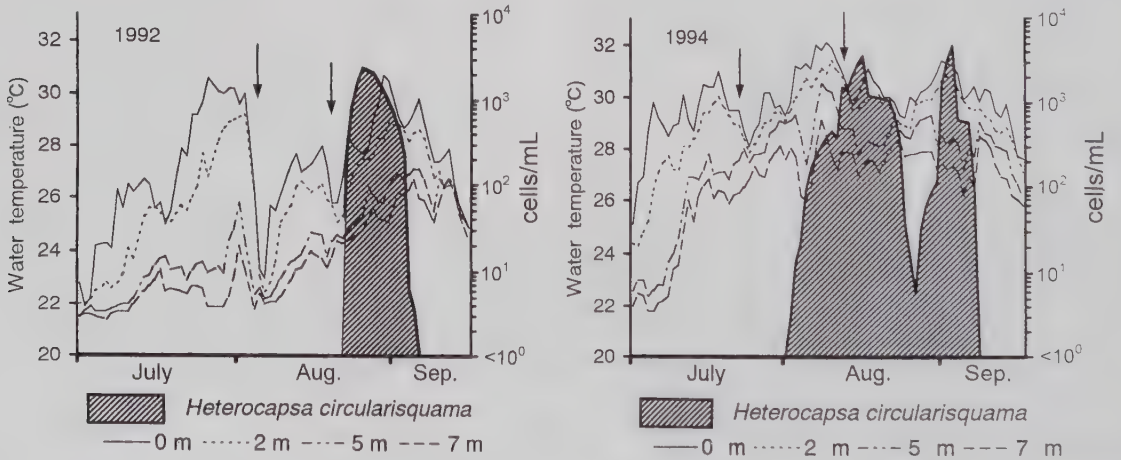


Fig. 22. Temporal changes in water temperature at four different depths and mean cell density of *Heterocapsa circularisquama* (0-5 m depth) at Station A in 1992 and 1994. Arrows denote the typhoon events.

な塩分濃度の変化からも伺える。これにより，貧酸素の発達によって多量に底層海水中に蓄積された窒素やリンといった無機栄養物質や増殖促進物質などが一気に湾奥部の表層まで達し，これが*H. circularisquama*の増殖に活発に利用されて大規模な赤潮に達したと判断された。また，湧昇による湾全体の高塩分化は，高塩分を好むと考えられる本種の増殖にとってきわめて有利に働くものと推察される。

浦ノ内湾では，1988年８月下旬に大潮で湾外水の差し込み現象が起こり，この影響で湾内底層水が表層直下まで巻き上げられたことが報告されている（宗景ら，1991）。この湾外水の侵入で，それまで発生していた貧酸素水塊が短期間で消滅したという。その直後の９月に*H. circularisquama*の赤潮が発生していることから，浦ノ内湾においても，赤潮発生前に貧酸素水塊と海水の撹拌が引き起こされていたことが伺える。1994年に熊本県の楠浦湾で発生した*H. circularisquama*の赤潮の数週間前にも，強い風による成層崩壊が認められている（吉田，宮本，1995）。

また，1992年は10～11月の秋期に赤潮が観察された。この赤潮前に台風の通過は認められなかったが，水温下降期に入り，海水が鉛直的に十分に攪拌されていたことから，継続的な海水の攪拌は発生していたと考えられる。多くの渦鞭毛藻のブルームが，成層の発達など海水の鉛直安定度が増すと急激に増殖すると言われている（例えばMargalef *et al.*, 1979; Smayda and Reynolds, 2001）。英虞湾における*H. circularisquama*の赤潮盛期は主に夏期であるため，数週間あるいは数ヵ月というマクロな期間で見れば確かに成層の発達が認められる。しかし，成層そのものは年による変動があるものの基本的に毎年繰り返される自然現象であり，これだけで赤潮発生の規模を考察することは困難である。先に述べたように，赤潮発生前の環境条件を眺めてみた場合，赤潮発生直前の鉛直的な攪拌による一時的な成層の崩壊が，大規模赤潮発生に深く関与していると言える。成層の発達が継続していた1993年や1995年はむしろ小規模発生であったことからも，一時的な鉛直混合による底層からの栄養塩等の供給が本湾における大規模赤潮に必要であると判断される。*K. mikimotoi*においても，底層が貧酸素化した海域において，成層崩壊など海水の攪拌が発生すると，赤潮の発生が促進されることが指摘されている（小泉ら，1994）。また，竹内，吉田（1999）は田辺湾における*Alexandrium catenella*のブルームが，激しい雨または強風によって底泥からシストや栄養塩類などが表層へ供給された後に発生することを指摘している。さらに，スペイン北東部のRia de Vigoでも，沖合水の侵入と下降流（downwelling）の発生時に，*Gymnodinium catenatum*を主体とする渦鞭毛藻の大規模なブルームが発生することが観察されている（Fraga *et al.*, 1988; Fermin *et al.*, 1996）。Margalef *et al.*（1979）やSmayda and Reynolds（2001）の指摘するような成層発達による水柱安定度の上昇による渦鞭毛藻群集の増大という現象は，プランクトン相が沈降に抗してかつ栄養塩低下に強い生物にシフトするという一般的な事象を述べたものである。しかし，成層が発達した状況では，河口域のような表層への連続した栄養塩供給が見られる一部の海域を除き，底層から有光層への栄養塩供給が低下するため，植物プランクトンの密度そのものは徐々に低下していく。従って，これだけでは*H. circularisquama*赤潮のような突発的で大規模な赤潮発生を説明することは困難である。このように，英虞湾における観測結果のように，風や成層崩壊などによる鉛直混合により，底層に豊富に蓄積された栄養物質などが中・表層に存在する鞭毛藻群集に向けて大量に供給されることで，大規模な赤潮が誘発されていると判断された。

*H. circularisquama*の鉛直的な分布変化

英虞湾における現場調査は，主に午前中に実施してきたが，赤潮の分布水深は年や時期によって異なることが観察された。1992年の夏期や1995年は高細胞密度層が５～７m以深に認められるなど「中底層性赤潮」であったが，1992年の秋期や1994年は０～２mの表層で本種の高細胞密度層が確認される「表層性赤潮」であった。このように，同じ生物が同じ水域で赤潮を形成したにも拘わらず分布水深が異なる現象は興味深い。４ヵ年の調査の結果から，表層に高細胞密度層が認められる時は赤潮の密度が非常に高い時，競合する珪藻などの他種植物プランクトンの密度が高く透明度が低いと判断されるとき，あるいは秋期のように日射量が低い時期であった。このことから，*H. circularisquama*は照度に対応しながら分布水深を変化させているものと推察される。また，赤潮初期に表層に分布し，最盛期から後期にかけては中層から底層に分布する特性も観察されている（永井，私信）。江藤ら（1998）も豊前海で発生した*H. circularisquama*が日没と夜明け時を境に本種の鉛直的な分布が変化することを指摘している。こうした特定の水深で細胞密度が高くなる現象は，他の鞭毛藻赤潮においても報告されている（Honjo *et al.*, 1990, Koizumi *et al.*, 1996; 馬場ら，2001）。中層で赤潮を形成しやすいこと（Honjo *et al.*, 1990），照度等により分布水深が変化すること（山口，1994）などは，*K. mikimotoi*と共通する点が多い。

3）赤潮衰退期

英虞湾における夏期赤潮はピークから1〜2週間で急激に減少する。4年間の調査では，赤潮減少期には必ず珪藻類の繁茂が認められており，赤潮末期に種の交替現象が起きていることは明らかである。Fig. 23に1993〜1994年にかけての*H. circularisquama*と本湾で優占する代表的な珪藻*Chaetoceros* spp.との出現パターンを示した。赤潮の全期間を通じた観察でも，珪藻類，特に*Chaetoceros* spp.と*H. circularisquama*の間には明らかな競合関係が認められる。すなわち，*H. circularisquama*は夏期に何らかの要因で珪藻類が減少し，この結果水柱における種間競合が低下した環境下で増殖する傾向が伺えた。この期間が長ければ長い程，また珪藻類の減少幅が大きい程大規模な赤潮まで至ることができと言える。珪藻類の衰退は，まず第一に真夏の陽気が続くことで，成層の発達と表層の高水温化・低栄養濃度化が起こることで引き起こされていると考えられる。

英虞湾においては太平洋高気圧に覆われた状態になると降水量がほとんどなく，表層水温が 30℃近くにまで達するが，こうした条件下では珪藻類の増殖は一般的に不活発である（山口, 1994）。しかし，高温・高塩分を好む*H. circularisquama*はこうした環境下でも十分に生存・増殖する能力を有している（Yamaguchi *et al.*, 1997）。天候不順で降水量が著しく多かった1993年は夏期においても珪藻類が十分に繁茂し，結果的に*H. circularisquama*は種間競合が低下した環境を自らの増殖のために十分に獲得することができなかった。このように夏期における両者の種交替は気象・海象と深く関わっていると考えられる。珪藻類の繁茂が赤潮鞭毛藻の増殖を抑制する要因としては，栄養塩をめぐる競合の他に，アレロパシーなどの要因も深く関わっているものと推察される（Imada *et al.*, 1991; Uchida *et al.*, 1996）。

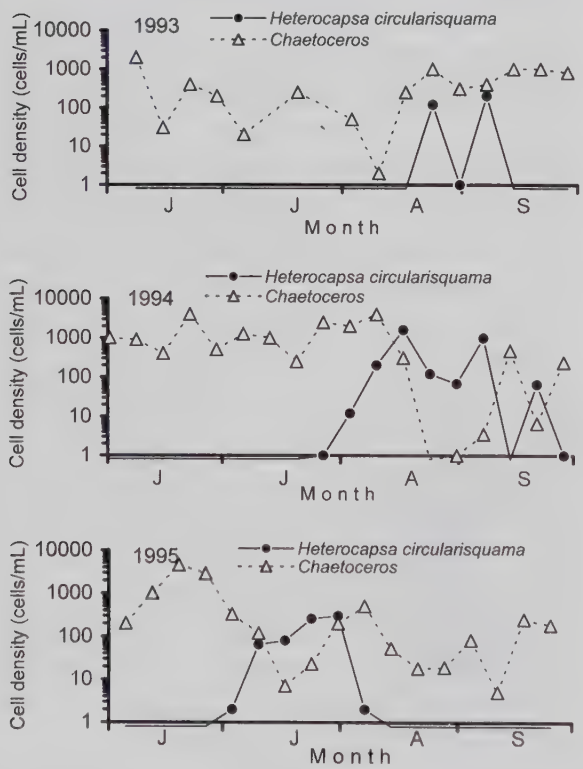


Fig. 23. Changes in the cell density of *Heterocapsa circularisquama* and predominant diatom *Chaetoceros* spp. in Ago Bay

*H. circularisquama*の個体群減少には捕食者の影響も考慮する必要がある。過去の知見によれば，*Heterocapsa*属を好んで摂食する動物プランクトンとしてはカイアシ類が既に知られている（Uye and Takamatsu, 1990）。また，*H. circularisquama*の有力な捕食者のひとつとしては有鐘繊毛虫が既に挙げられており（Kamiyama, 1997），それらの捕食圧（grazing pressure）は*H. circularisquama*の細胞密度によって大きく影響されるだけでなく，種類によっては逆に死滅するものもある（Kamiyama and Arima, 1997）。1995年に*H. circularisquama*赤潮調査時に，有鐘繊毛虫の一種*Tintinnopsis*が最高16 individuals/mL観察されたことがあり，現場での捕食者として働いている可能性は十分にある。一方で，従属栄養性渦鞭毛藻の一種*Gyrodinium dominans*は*H. circularisquama*の赤潮海水中に度々高密度（>200cells/mL）で出現し，明らかに*H. circularisquama*を捕食している個体も数多く認められた。しかしながら，この海水をそのままインキューベーター中で培養したが，両者の細胞密度は4日間平衡状態のままであった（Fig. 20参照）。ただし，培養時の温度が20℃と現場より3℃も低い条件であったこと，珪藻類の繁茂が認められたことなどから，今回の実験設定が必ずしも適当であったとは言えない。しかしながら，近年従属栄養性渦鞭毛藻が有害鞭毛藻赤潮の消滅に密接に関与していることが指摘されている（Caretto *et al.*, 1986; Nakamura *et al.*, 1995; Sampayo, 1998; 吉松, 1998; Matsuyama *et al.*, 1999）ことから，*G. dominans*が*H. circularisquama*に対する影響についてはさらなる検討が必要であろう。

また，一部の赤潮生物においては，バクテリアやウィルスなどの微生物群集による影響も報告されている（長崎ら, 1999）。今井ら（1998）は*H. circularisquama*を殺藻するバクテリアについて調査し，それらの細胞密度は非常に低かったことを報告している。また長崎ら（1999）は*H. circularisquama*を殺藻する細菌を海水

中から分離しその性状を調べているが，それによると殺藻細菌は*H. circularisquama*を完全に死滅させる能力は低く，攻撃を受けた*H. circularisquama*の多くは一時性シスト状で生残しているという。しかしながら，こうした微生物と*H. circularisquama*の消長については不明な点が多く，今後詳細に検討する必要があろう。

第2節　広島湾における*Heterocapsa circularisquama*赤潮の発生環境

広島湾は瀬戸内海西部に位置する。湾の最も奥部に位置する北部海域は，厳島と能美島・江田島によって区切られ，厳島海峡などのごく一部を介してのみ海水が交換するきわめて閉鎖性の強い海域である。さらにこの閉鎖性の強い海域の背後には，広島市を中心に約150万人の人口を抱え，さらに，太田川などの大型河川が流入するなど，瀬戸内海でも大阪湾に次いで富栄養化が進行し貧酸素や赤潮の発生が多い海域と言える（木村，1999）。広島湾では海域の特徴を活かして，400年以上前からカキ養殖が盛んに行われている。昭和30年代以降始まった沿岸部の埋め立てや人口増加は広島湾の過栄養化をもたらしたものの，カキ養殖は養殖法の改良等でそれらを逆手にとって急発展し，現在では全国市場の5～6割のカキがこの湾で生産されている。

本湾では1969年に本邦で初めて*Chattonella antiqua*の赤潮が発生し（木村ら，1973），その後も*Heterosigma akashiwo*や*Karenia mikimotoi*を主体とする赤潮が毎年発生している（高山，1986）。特に平成3年に発生した*K. mikimotoi*赤潮では魚類を中心に12億円もの漁業被害が生じた。しかしながら，本湾の水産業の中心であるカキ養殖は，これまで赤潮の影響を比較的受けてこなかった。これは，カキそのものが赤潮生物に対し強い耐性を有しているため，赤潮が発生しても，貧酸素水塊などの二次的な要因が発生しない限り甚大な漁業被害を被ることがなかったことが大きい。しかしながら，1992年以降は有毒渦鞭毛藻*Alexandrium tamarense*のブルームによるカキやアサリの毒化と出荷停止，1995年以降は*H. circularisquama*の赤潮によるカキやアサリの大量斃死など，有害赤潮生物によるカキ養殖やアサリ養殖への深刻な影響が表面化してきた。*H. circularisquama*による漁業被害は累計で50億円弱に達しており，本湾のカキ養殖業に対して壊滅的な被害を及ぼしている。本節では広島湾において，1995～1998年の4年間の現場調査を実施し，英虞湾と比較しながら*H. circularisquama*赤潮の発生と海況との関連について考察した。

材料および方法

赤潮海水の採水および海況等の観測

赤潮及び海況の観測はFig. 24に示した大野瀬戸に位置するStn. 1.（水深6 m）を中心に行った。本海域は大潮時の潮位差が3 mを越えるなど，満潮時と干潮時で植物プランクトン組成が大きく異なる恐れがあることから，採水は最高潮位時間の前後2時間以内に行った。1995～1996年は，原則として水深0，2，5 mをニスキン採水器（1.7L容）を用いて採水した。1997～1998年にかけては内径22mm，長さ4.5mの耐圧ホースを海面から垂直に懸垂し，その上部をゴム栓で密栓して持ち上げる方法で採水した。

1～2 Lの海水を採水後，直ちに室内に持ち帰り，界線入スライドグラス上の海水に含まれるプランクトンを顕微鏡で同定・計数した。なお，ホースを用いた採水法の場合，試水はすべて1本の容器に混合してあることから，計数結果は0～4.5mの水柱平均密度（濃度）として表される。細胞密度が1 cell/mLを下回った時には，5～10 μmのセルロースアセテート質のフィルター（ミリポアー社製もしくは東洋ろ紙社製）を装着したろ過器を用いて，試水中の5～10 μm以上の粒子画分を重力を利用して濃縮した（板倉ら，1990）。濃縮直後の*H. circularisquama*の約半数は衝撃等により球形化・不動化しているため同定が困難である。このため，濃縮海水を洗浄済の12穴マイクロプレートに1 mLずつ分注した後，一晩22℃のインキュベーター中に静置して遊泳細胞に変化するのを待った後，細胞密度の計数を行った。

なお，広島湾における調査中*H. circularisquama*以外の*Heterocapsa*属が混在することも希にあった。これらの種を形態学的に同定するには鎧板や鱗片などの観察が必須であるが（Horiguchi, 1995; Iwataki *et al.*, 2002b），ルーチンモニタリング時にこれらの確認は容易ではない。検鏡は生海水に対して行っているので，以下の特徴に基づいて種の判別を行った。従って，ここで表記されている*H. circularisquama*の密度には，これら別種*Heterocapsa*属は含まれない。

Heterocapsa triquetra Stein: 細胞サイズは18～35 μmの範囲。上殻の頂端および下殻の後端のいずれも鋭利になっており，*H. circularisquama*との区別は容易である。広島湾における出現時期も主に冬期から春期にかけてであり，*H. circularisquama*とは重ならない。キツツキ運動は行わず，ゆるやかに旋回しながら遊泳する。

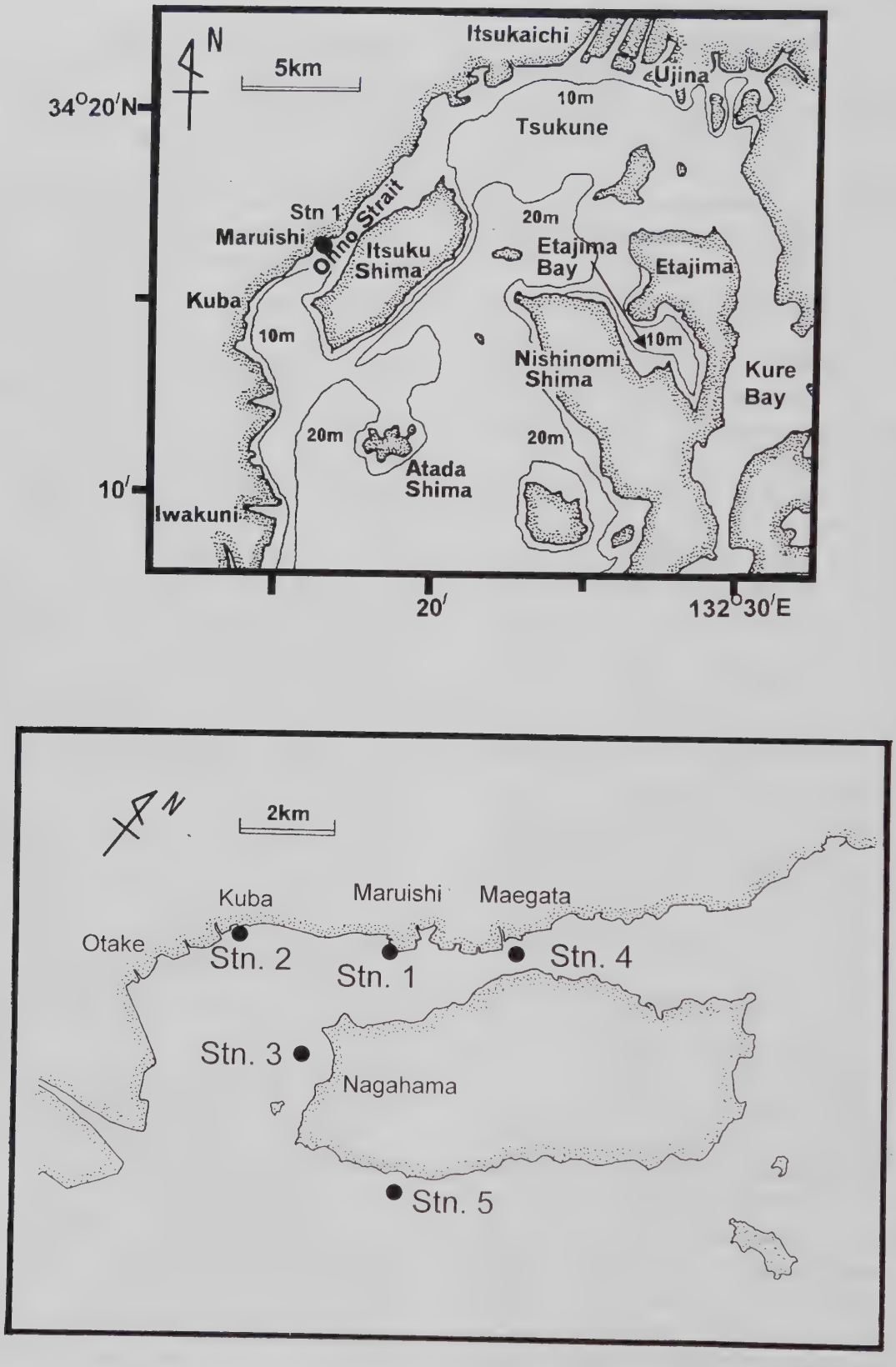


Fig. 24. Location of Hiroshima Bay (upper) and sampled stations in Ohno Strait (lower)

Heterocapsa cf. *lanceolata* Iwataki and Fukuyo: 細胞の長さは13～25μmと*H. circularisquama*に比較するとやや小さい。上殻は円錐状で頂端が鋭利になっている。下殻は上殻に比べると著しく短い。低倍率で観察すると下殻後端が丸く見えて*H. circularisquama*と間違いやすいが，倍率を上げて観察すれば鋭利になっていることが確認できる。出現時期は7～9月で，*H. circularisquama*と混在することも多い。*H. circularisquama*に特有のキツツキ運動に類似の行動を示すが頻度は少なく，また遊泳中時々スピードを急激に変化させることから区別は可能である。

Heterocapsa cf. *horiguchii* Iwataki, Takayama and Matsuoka: 細胞の長さは15～28μm程度で，*H. circularisquama*とほぼ同じ。上殻頂端がやや鋭利で下殻後端が丸くなっており，*H. circularisquama*に最も類似する。ただ細胞の色調がやや黒っぽいこと，横溝が広く浅いため，横鞭毛が細胞表面から幾分はみ出した印象を受ける。キツツキ運動は見られるが希である。直線上に泳がず螺旋状に緩やかに遊泳し，時々急激にスピードを上げて泳ぐことがある。晩秋に低密度で観察されることが多い。

Heterocapsa cf. *rotundata* (Lohmann) Loeblich: 細胞の長さは10～25μmと小型種である。上殻頂端がやや鋭利で下殻後端が丸くなっており，*H. circularisquama*に類似するが，下殻の大きさが上殻に比較して著しく小さいこと，高速に飛び跳ねるように遊泳することなどから*H. circularisquama*との区別は十分可能である。冬期に河口域で観察される小型鞭毛藻のブルーム，あるいは夏期の降雨時に見られる表層の低塩分水中に本種を良く観察することがある。

水温，塩分はCTD（model NS-3P, Merbabu trading 社製）を用いて測定した。栄養塩類（溶存態無機窒素塩: DIN，溶存態無機リン酸塩: DIP，珪酸塩: DSi）の測定は，Strickland and Parsons (1972) の方法に準じ，自動分析装置（TrAAcs800; ブランルーベ社製）を用いて測定した。試水は採水後1時間以内に0.45μmのシリンジフィルター（東洋ろ紙社製）でろ過後，分析まで－20℃以下で凍結保存した。春期から夏期にかけて夜光虫の密度が高い場合はアンモニアが漏出して特異な値を示す危険性が考えられたことから (Montani *et al.*, 1998)，基本的に15～20μmのプランクトンネットを緩やかに通過させた試水をろ過した。

気象データは気象月報を用いて解析した。

1995年赤潮時には，*H. circularisquama*の増殖速度を調べるため，12月1日に採水した0mの海水を，目合30μmのナイロンメッシュを用いて動物プランクトンなどの捕食生物を除いた後，三角フラスコに100mL分注し，明暗周期12hL: 12hD，100μmol photons/m^2/sの条件下でインキュベーターに静置した。採水時点での水温は14.7℃，インキュベーターの設定温度は15℃であった。細胞密度と栄養塩の測定は翌日および翌々日に行った。1998年赤潮時にも，現場赤潮海水3Lを5L容のポリビーカーに収容して現場水温である27.5℃で培養し，その中のプランクトン遷移（捕食者を含む）を経時的に観察した。設定は現場赤潮海水をそのまま培養する「intact区」と，30μmのメッシュで大型の動物プランクトンを除いた「sieved区」の両方を設けた。

結　　果

1995年度*H. circularisquama*赤潮の推移

赤潮の推移

6月～8月にかけて週1回程度の検鏡を実施したが，*H. circularisquama*は全く検出されなかった（<1 cell/mL）。最初に*H. circularisquama*の遊泳細胞が確認されたのは1995年9月2日で，細胞密度は2 cells/mLであった（Fig. 25）。しかし，翌日および一週間後に同地点を観察したが遊泳細胞は検出されなかった。その後広島県水産試験場の調査により，10月5日に湾奥部宇品地先（Stn. 1から北東方向へ約20km）で70 cells/mLの細胞が検出された。さらに，11月9日に再びStn. 1で314cells/mLで出現し，その後大野瀬戸を中心に細胞密度が増加し，11月10～12日頃にかけて湾全域で赤潮を形成した（Fig. 26）。赤潮のピークは11月12～14日頃で，この期間の細胞密度はStn. 1においては1,600～2,100 cells/mLの範囲にあった。13日にStn. 1以外の大野瀬戸中心域で行った調査では，1,300～6,725 cells/mLの範囲にあった（Fig. 26）。

Stn. 2.（玖波地先）においては，11月20日の表層で9,000 cells/mLの細胞密度が記録された。これは1992年の赤潮期間中最も高い細胞密度であった。大野瀬戸の中でも，玖波地先から丸石地先にかけての沿岸部では特に細胞密度が高かった。*H. circularisquama*による赤潮はおよそ2週間継続した後，12月7日頃から徐々に細胞密度は減少した。最後に遊泳細胞を確認したのは，12月27日で，この時の細胞密度は0.0105 cells/mLであった。

本種の天然群集内には，分裂中の細胞（細胞腹面と上殻が結合し，段違いのまま遊泳している個体）が1.3

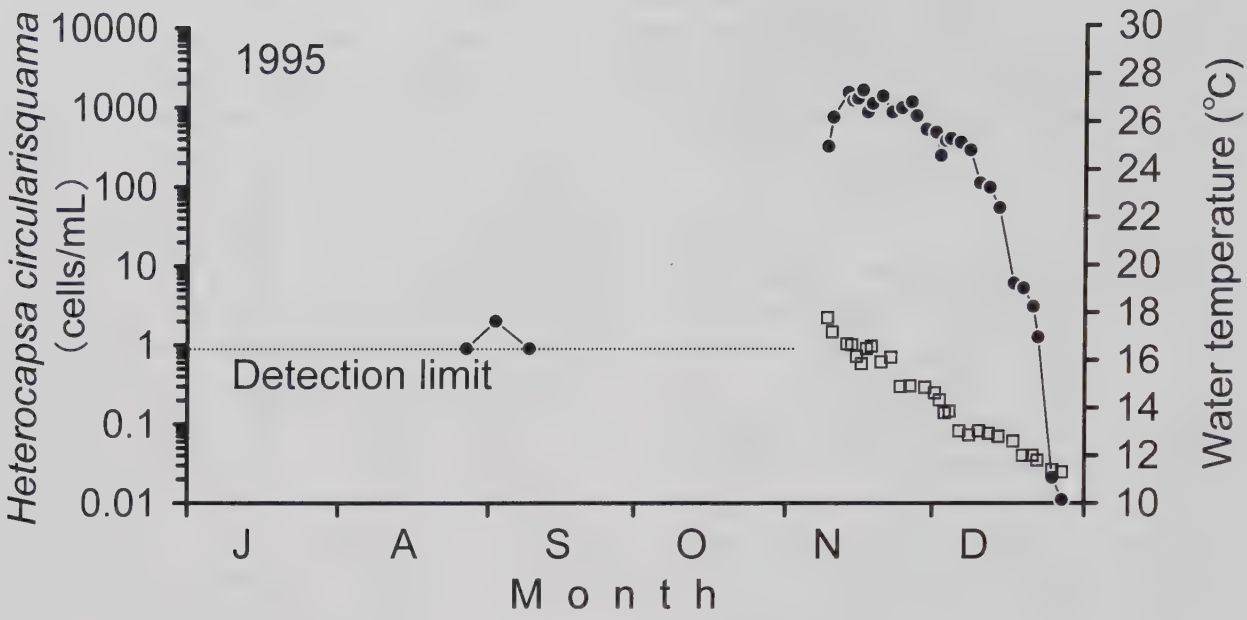


Fig. 25. Changes in water temperature (open square) and cell density of *Heterocapsa circularisquama* (closed circle with solid line) at Station 1 in 1995

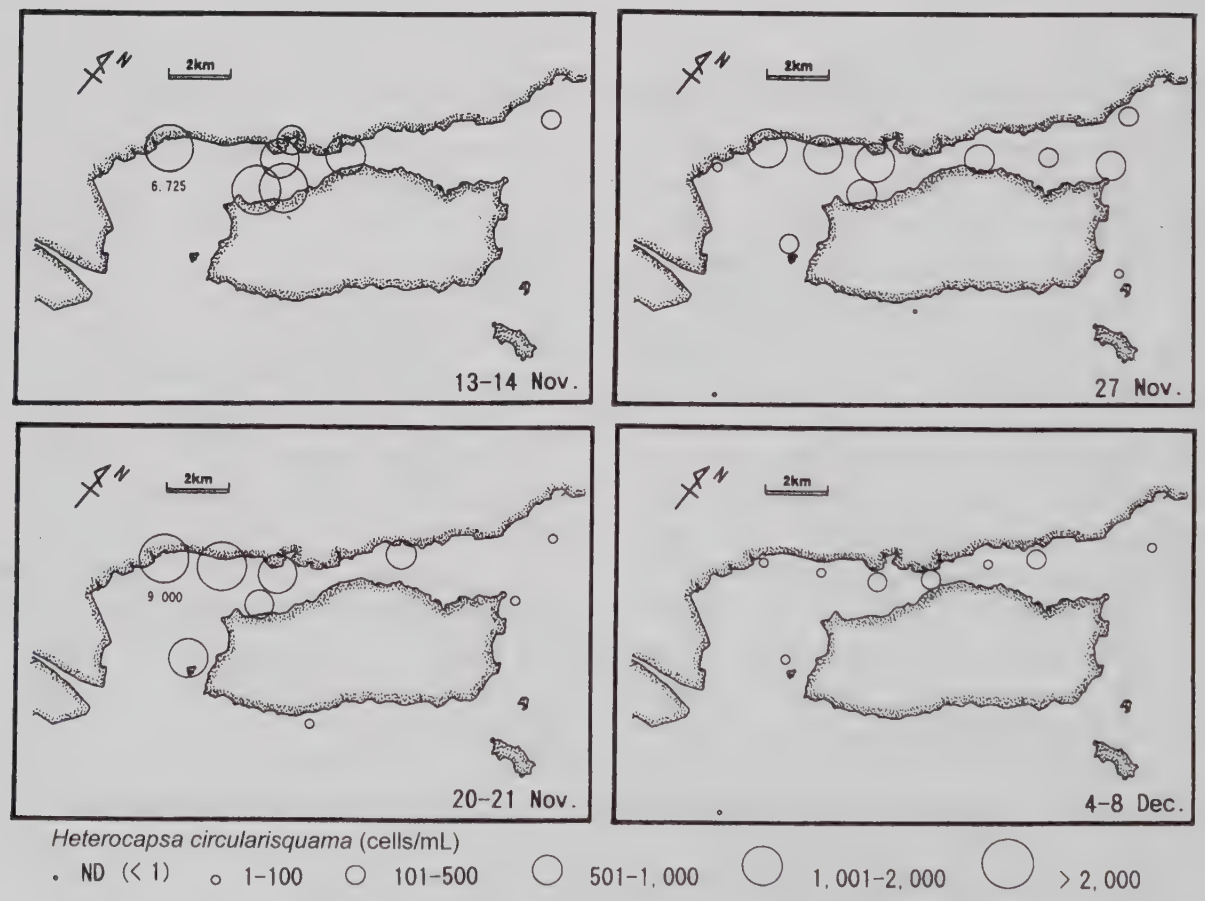


Fig. 26. Temporal changes and horizontal distribution of the mean *Heterocapsa circularisquama* cell density (cells/mL) in the water column (0～5 m) during the red tide periods in Ohno Strait in 1995

～12.5%の範囲で観察された（採水は9～16時にかけて実施）。最後に分裂中の細胞を観察したのは12月22日で，この時の分裂中の細胞の割合は2.9%であった。12月1日に採水した表層試料を，一晩現場とほぼ同じ15℃のインキュベーター中に静置して増殖速度を測定したところ，1日目は0.26 divisions/day，2日目は0.16 divisions/dayを示した。

*H. circularisquama*の水平・鉛直分布

本種による海面の着色は，午前中から昼下がりにかけて顕著であり，夕方以降は0 mでの細胞密度がやや減少するようであった。また，海水の着色（目視で赤褐色の着色が識別できる）は表層の細胞密度が約700 cells/mL以上で認められた。2,000 cells/mLを越えると鉄サビあるいはココアのような濃厚な赤褐色を呈していた。採水時には，本種の遊泳細胞は，0～2 m付近に多数分布していた（Fig. 27）。

Fig. 26に，赤潮期間中の*H. circularisquama*の水平分布（水柱平均密度）の調査結果を示した。前述のとおり，本種の赤潮は大野瀬戸の中心部で高く，その中でも玖波地先から丸石地先にかけて最も高密度であった。細胞密度は大野瀬戸の両端に行くにつれ，急激に減少していた。

気象および海象

Fig. 28に広島地方の月別降水量を示す。広島地方は1994年から1995年にかけて降水量の低い状態が続いた。1995年は5月と7月に平年を越える降雨があったものの，ほとんどの期間で平年を下回っていた。赤潮発生前の8月と9月の降水量は，それぞれ平年の36%および65%と極端に低かった。

赤潮が発生した期間の水温は14.7～17.8℃の範囲にあった（Fig. 25）。発生初期から盛期にかけての水温は，本種が多く分布していた0～2 m層で15.7～17.8℃の範囲にあった。また，細胞密度が下降を始めた時の水温は12～15℃の範囲にあった。分裂中の細胞を最後に確認した時，および遊泳細胞を最後に確認した時の

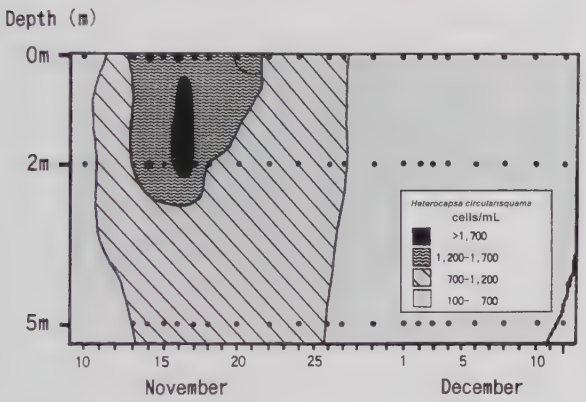


Fig. 27. Changes in the vertical distribution of *Heterocapsa circularisquama* cell density at Station 1 in 1995. Closed circles denote the sampling depth.

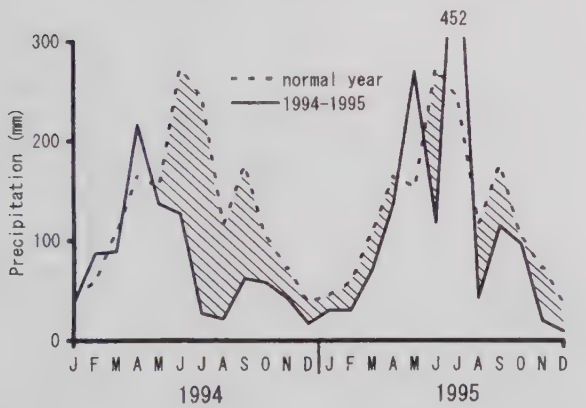


Fig. 28. Precipitation (mm) in Hiroshima City from 1994 to 1995. Data for the 'normal year' curve is an average of the 1961～1989 levels.

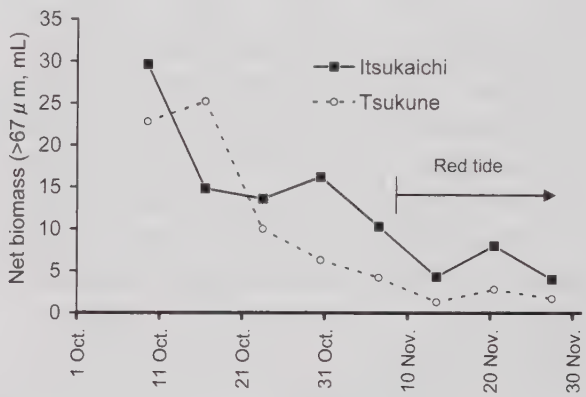


Fig. 29. Changes in the net biomass (mL) in the water column (0～10m) collected using a 67 μm mesh plankton net. The sampled sites are given in Fig. 24.

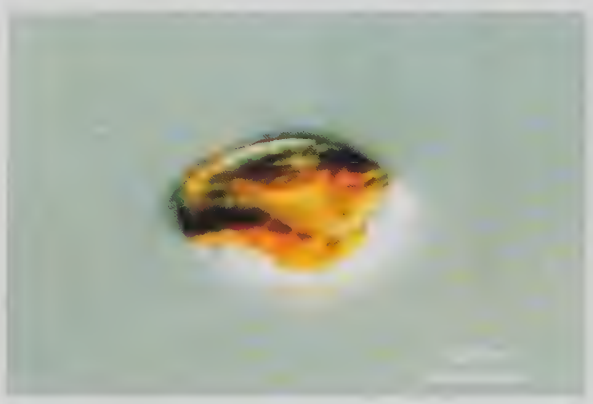


Fig. 30. Microphotograph of *Cryptomonas* sp. co-occurred with *Heterocapsa circularisquama* red tide

それぞれの水温は，11.8℃および11.3℃であった。

塩分は赤潮発生期間中31.7～32.2psuの範囲にあって大きな変動を示さなかった。赤潮発生年は，降水量が著しく少なかったため，例年に比べ湾全体が高塩分化していた。

赤潮期間中，Stn. 1の海水試料中の栄養塩濃度を測定した結果，DINが7.8～12.1 μM，DIPが0.09～0.14 μM，DSiが14.3～14.1 μMの範囲にあった。DINの濃度に比較してDIPの濃度が極めて低く，DIN: DIP比が68～121と高くなっていた。このように，本種の赤潮はリンの濃度が相対的に低い状態であったにも拘わらず，継続的に発生していた。

競合生物および捕食者

*H. circularisquama*赤潮期間中，珪藻類の密度は多くても100～200 cells/mLで，ほとんど計数値はそれ以下であった。Fig. 29に五日市地先および津久根におけるプランクトン沈殿量の推移を示す。9月から10月までは高い値の沈殿量が観察されており，この時期は珪藻類が増殖していたものと考えられる。しかし，10月後半からその量は著しく減少し，珪藻を中心としたプランクトン現存量が大きく減少したことが伺える。

*H. circularisquama*の赤潮海水中には，細胞長20 μm前後で涙滴状の形態をした*Cryptomonas* sp.（Fig. 30参照）が10^2 cells/mLの密度で常に混在していた。その他の鞭毛藻は*Prorocentrum*属（*P. dentatum*および*P. triestinum*）が10～50 cells/mL程度であった。

捕食生物については，赤潮の期間を通じて従属栄養性鞭毛藻である*Gyrodinium dominans*もしくは*Katodinium* sp.が最高で数10 cells/mL程度観察されたものの，それ以上増殖することはなく，また，*H. circularisquama*の細胞密度の増減との相関は見られなかった。また，有殻・無殻の繊毛虫類は赤潮期間中非常に低い密度で推移していた（<0.1 individuals/mL）が，カイアシ類は0.1～0.3 indivisuals/mLの範囲で存在していた。

1996年度の*H. circularisquama*の推移

赤潮の推移

Fig. 31に1996年の*H. circularisquama*の出現状況を示す。1996年度は広島湾では*H. circularisquama*の赤潮は発生しなかった。遊泳細胞は1～9月まで全く観察されなかった。初期出現は10月14日に0.009 cells/mL認められた。その後10月下旬まで0.002～0.007 cells/mLの範囲で推移した後，11月以降は検出されなくなった（<0.002 cells/mL）。

気象および海象

1995年の年末から1996年の春先にかけて，西日本は例年になく厳しい寒波に見舞われた。このため冬期最低水温は9℃以下にまで下がっていた。春期の水温の上昇も緩やかであった。降水量はほとんどの期間で平年並みであった。

低密度ながら出現が見られた期間の水温は19.7～22.5℃，塩分は31.9～32.1psuの範囲にあった。栄養塩の測定は実施しなかった。

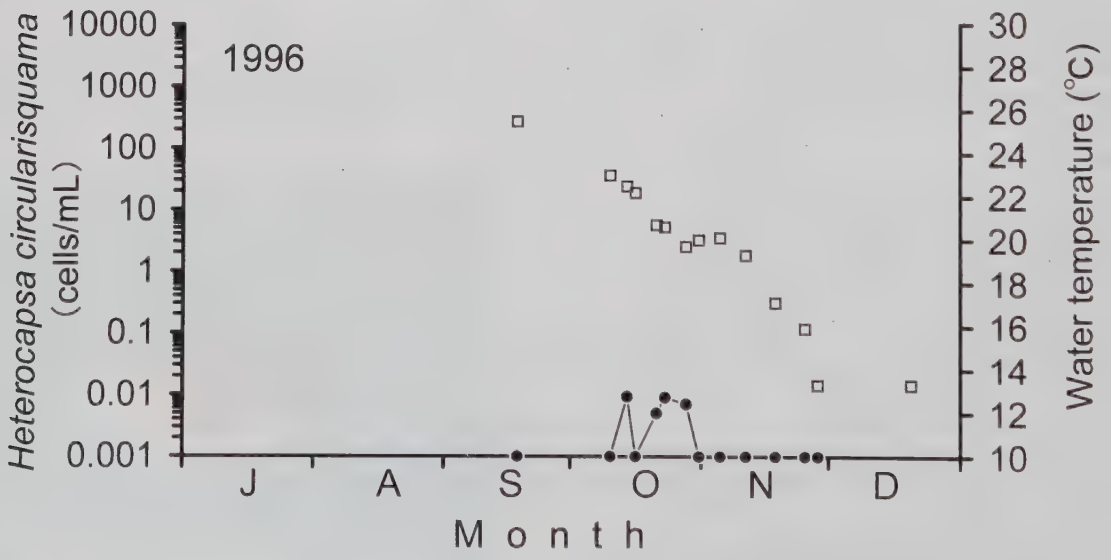


Fig. 31. Changes in water temperature (open square) and cell density of *Heterocapsa circularisquama* (closed circle with solid line) at Station 1 in 1996

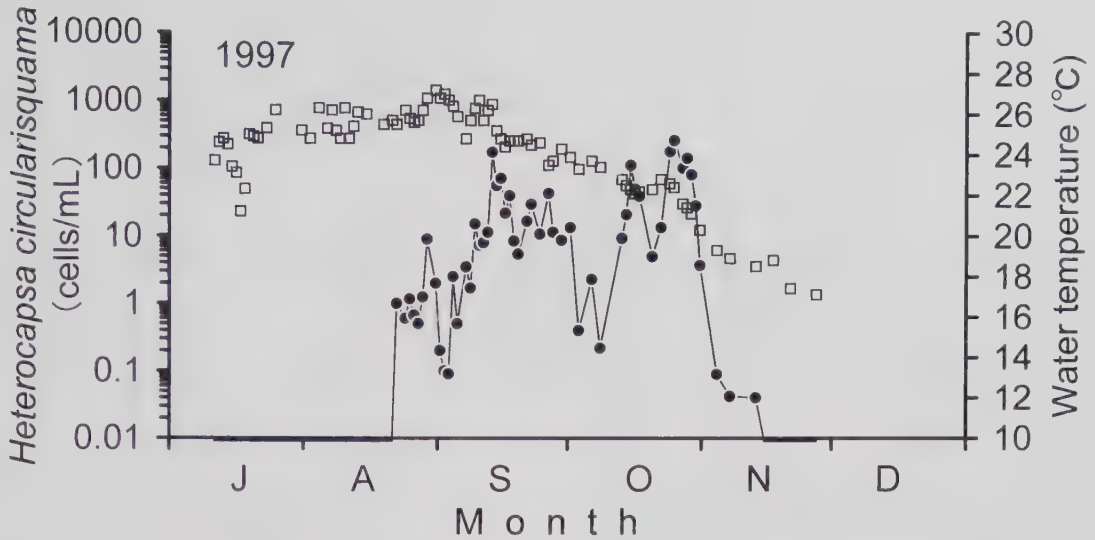


Fig. 32. Changes in water temperature (open square) and cell density of *Heterocapsa circularisquama* (closed circle with solid line) at Station 1 in 1997

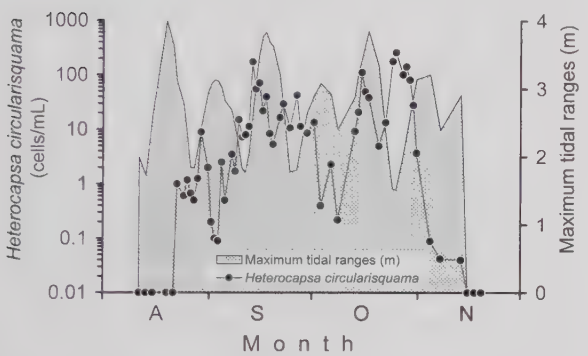


Fig. 33. Relationships between cell densities of *Heterocapsa circularisquama* and tidal differences in Ohno strait, Hiroshima Bay in 1997. Tidal differences correspond to the daily height ranges between high and low sea level. *H. circularisquama* population increases during the neap tide period and decreases during the spring tide period.

競合生物

7～9月にかけては*Skeletonema costatum, Chaetoceros* spp., *Leptocylindrus* spp., *Pseudonitzschia* spp. などの珪藻類が200～3,000 cells/mLの密度で継続して出現していた。8月中旬に*Karenia mikimotoi*の赤潮が観察され，最高細胞密度は3,380 cells/mLであった。*H. circularisquama*の低密度出現期（10月中旬から11月上旬まで）の主要な植物プランクトンは*S. costatum*と*Chaetoceros* spp.であり，それぞれ30～1,200 cells/mLの範囲で出現していた。この時期は鞭毛藻の出現が少なく，ほとんどの計数値が1 cells/mL以下であった。

1997年度の*H. circularisquama*の推移

赤潮の推移

Fig. 32 に1997年のStn. 1における*H. circularisquama*の細胞密度の推移を示す。*H. circularisquama*の遊泳細胞は1月～7月まで全く検出されなかった（<0.01 cells/mL）。最初に遊泳細胞を確認したのは8月22日で，細胞密度は1 cell/mLであった。その後10月下旬まで増減を繰り返しながら推移した。第1回目のピークは9月13日で細胞密度は176 cells/mL，その後緩やかに減少して，10日後の9月19日に5.4 cells/mLまで減少した後再び増加に転じ，9月26日に第2回目のピーク（43 cells/mL），10月15日に第3回目のピーク（113 cells/mL），10月26日に第4回目のピーク（最高細胞密度である263 cells/mL）を記録した後，11月上旬に消滅した。このように，1997年度はおおむね2週間周期で潮汐に連動して増減を繰り返した(Fig. 33)。ほとんどの海域で着色を伴うような増殖（>1,000 cells/mL）は認められなかった。Fig. 34に*H. circularisquama*が最も高い密度で出現していた9月下旬から11月下旬にかけての大野瀬戸における*H. circularisquama*細胞密度（0, 2, 5 mの平均値）の経時的な水平分布を示す。10月中旬まで瀬戸中央部で0～50 cells/mLの範囲で出現が続いていたが，10月20～22日にかけて瀬戸南西部沿岸で急増し，その後高密度群集が瀬戸の北東部に分散・増殖しながら移動した。10月30日以降は全体的に急減して11月に入ってほとんどの海域で消滅した。

台風は9月16日と9月19日に広島地方に接近した。この直前から*H. circularisquama*の細胞密度は1週間

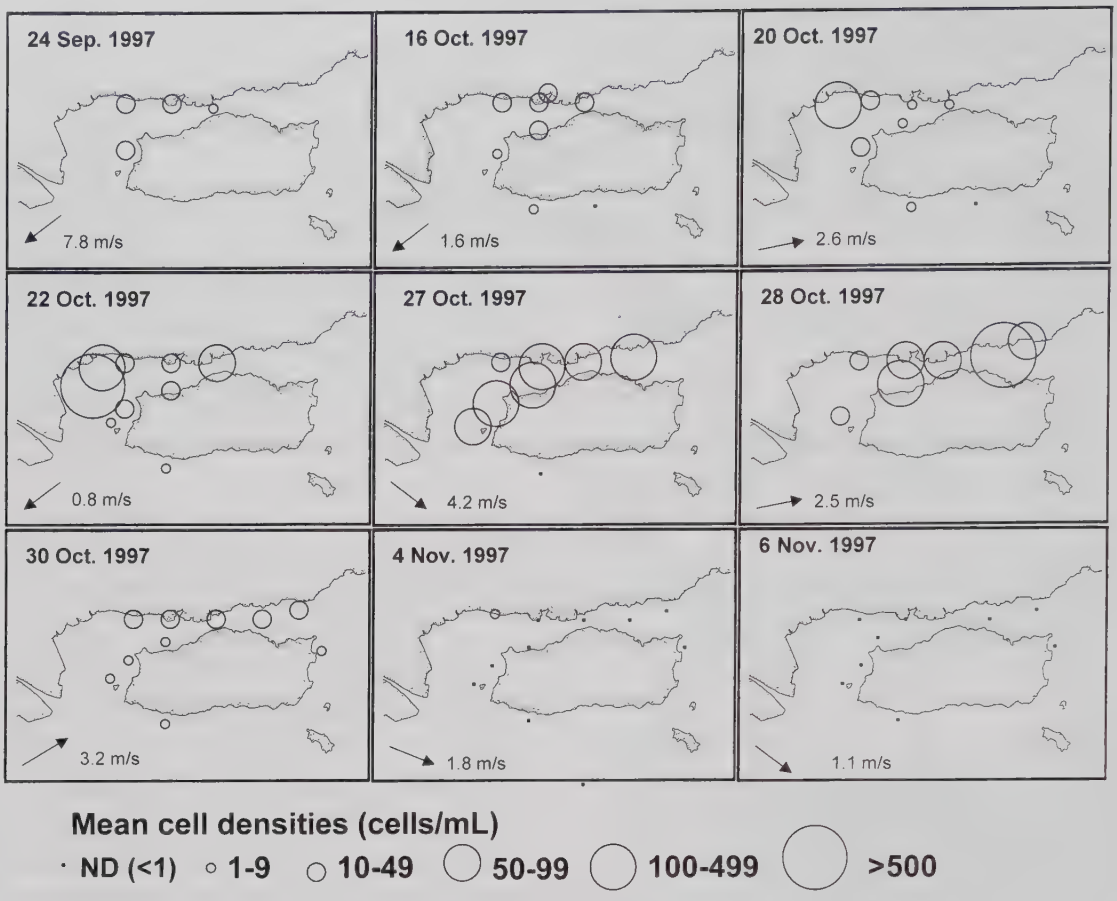


Fig. 34. Temporal changes and horizontal distribution of the mean *Heterocapsa circularisquama* cell density (cells/mL) in the water column (0-5 m) during the red tide periods in Ohno Strait in 1997

Table 4. Concentrations of DIN, DIP, and DSi (μM), *Heterocapsa circularisquama* (*), and diatoms (cells/mL) at Station 1, 1997

Date	DIN (μM)	DIP (μM)	DSi (μM)	DIN:DIP	DSi:DIP	HC* cells/mL	Diatoms cells/mL
15 Oct 1997	3.4	0.61	17.1	5.6	28.1	113	866
16 Oct 1997	4.8	0.68	19.2	7.0	28.2	50	517
20 Oct 1997	5.9	0.74	16.6	8.0	22.5	5	205
22 Oct 1997	7.6	0.90	22.1	8.4	24.6	14	228
24 Oct 1997	3.0	0.44	11.9	6.9	26.9	180	1315
25 Oct 1997	1.6	0.30	9.7	5.3	32.5	263	1472
27 Oct 1997	6.0	0.77	20.7	7.8	26.9	103	1086
28 Oct 1997	4.8	0.70	22.6	6.9	32.3	144	1339
29 Oct 1997	4.2	0.63	21.9	6.6	34.8	82	1022
31 Oct 1997	2.6	0.60	18.1	4.3	30.1	4	1622
4 Nov 1997	4.1	0.55	11.3	7.4	20.6	0.09	195
7 Nov 1997	8.1	0.81	12.2	10.0	15.0	0.04	104
10 Nov 1997	6.6	0.66	13.0	10.0	19.7	—	153
13 Nov 1997	7.9	0.71	11.4	11.1	16.1	0.04	52

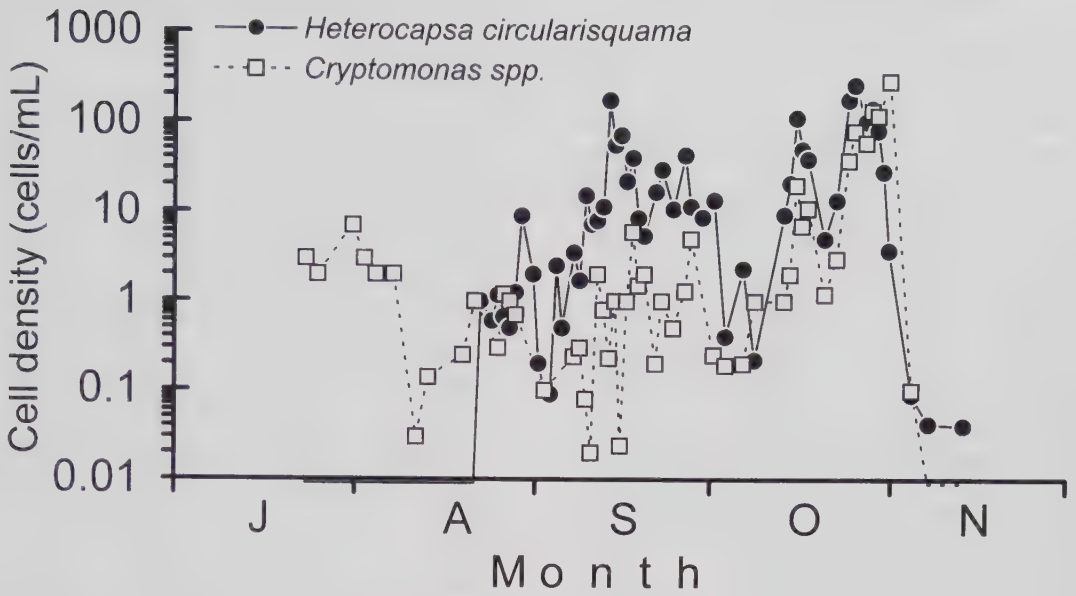


Fig. 35. Changes in cell densities of *Heterocapsa circularisquama* (closed circle with solid line) and *Cryptomonas* spp. (open square with dot line) at Station 1 in 1997

で1/33まで減少した。

気象および海象

1996年から1997年にかけて，冬期水温は平年より0.2℃高めに推移した。4月～10月まで一貫して降水量が平年より多く，平年の年間降水量を71%上回っていた。

遊泳細胞の出現が見られた期間の水温は18.5～27.2℃，塩分は25.5～31.4psuの範囲にあった。遊泳細胞が比較的高密度（>100 cells/mL）に観察された時期の水温は21.4～26.5℃，塩分は28.1～31.4psuにあった。Table 4に比較的高密度に出現が見られた10月中旬から11月中旬までの栄養塩の測定結果を示した。栄養塩はDINが1.6～8.1 μM（平均5.0±2.0 μM, n=14), DIPが0.3～0.9 μM（平均0.7±0.1 μM, n=14），DSiが9.7～22.6 μM（平均16.0±4.4 μM, n=14）で推移していた。DIN: DIP比は4.3～11.1（7.5±1.8, n=14）であり，ほとんどの期間でRedfield比である16を下回っていたが，DINの濃度から判断して窒素が増殖の制限因子になっていたとは判断されなかった。

大野瀬戸に面した大竹気象観測所の資料によれば，台風が接近していた9月14～16日にかけては，月平均風速2.7m/sを大きく上回る5.7～7.8m/sの北北西の風が連吹していた。先に述べたように，この時*H. circularisquama*の細胞密度は大きく減少していたことから，北寄りの風によって生じた吹送流によって湾外へ逸散させられたものと判断された。また，大野瀬戸に於いて本種の高密度水塊が南西部から北東部に短期間に移動していた10月27日は，月平均風速2.3m/sを大きく上回る4.2m/sの西～南西寄りの風が連吹していたことから，本種の群集が風に依って吹き流されていたことが伺われた。

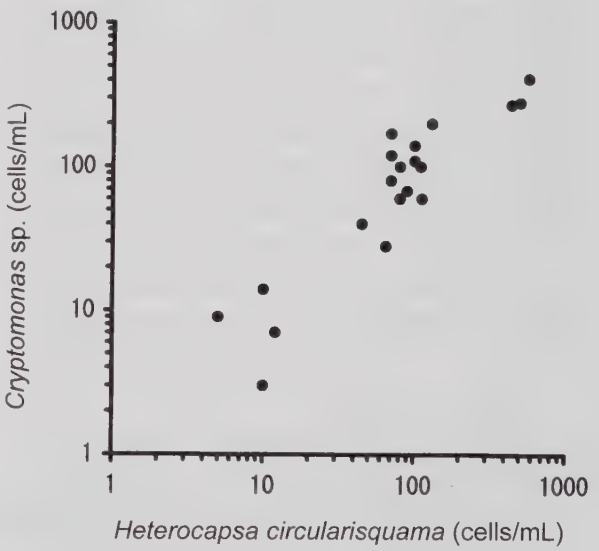


Fig. 36. Relationship between *Heterocapsa circularisquama* and *Cryptomonas* sp. in The Ohno Strait at 0, 2, 5 m depth (Stations 1～5) on 22 October 1997

競合生物および捕食生物

1997年度は降水量が多かったため，珪藻類の増殖が活発で，ほとんどの期間で1,000～6,900 cells/mLの範囲で

推移していた。主要な珪藻類は*Skeletonema costatum, Chaetoceros* spp., *Leptocylindrus* spp., *Pseudo-nitzschia* spp., *Rhizosolenia* spp.などであった。

*H. circularisquama*の発生前である7月下旬～8月中旬にかけては*Karenia mikimotoi*が小規模な赤潮を形成していた（最高密度455 cells/mL）。また，7月中旬に*Heterocapsa lanceolata*と思われる上殻が長く下殻が短い小型の*Heterocapsa* sp.の出現が見られた（最高密度180 cells/mL）。*H. circularisquama*発生期である8月下旬～10月にかけては，*Prorocentrum*属（*Prorocentrum triestinum, P. micans, P. dentatum*），*Scrippsiella trochoidea, Ceratium furca, Cryptomonas* sp.（1995年の赤潮時に出現した種と同じ）が常に混在し，*H. circularisquama*の増減とほぼ同様の傾向を示しながら変化していた。特に*Cryptomonas* sp.の経時的消長および水平分布は*H. circularisquama*と密接に関連しており（Fig. 35および36），両者は生理的・生態学的に類似性が高いものと推察された。

11月上旬の*H. circularisquama*衰退期には従属栄養性渦鞭毛藻*Gyrodinium dominans*が最高50 cells/mLと比較的高密度に認められた。しかし，詳細に観察すると，*G. dominans*が急増する前（8 cells/mL）に*H. circularisquama*の細胞密度は既に4 cells/mLを下回っていた。この段階では，*Cryptomonas* sp.が290cells/mLと優占種であり，この個体群がその後5日間で消滅していること，この時*G. dominans*の食胞が緑色やピンク色を呈していたことから，*G. dominans*は*H. circularisquama*ではなく，主に*Cryptomonas* sp.を捕食することで増殖したものと判断された。

1998年度の*H. circularisquama*の推移

赤潮の推移

*H. circularisquama*の遊泳細胞は1月～7月まで全く検出されなかった（<0.01 cells/mL）。最初に遊泳細胞を確認したのは8月7日で，細胞密度は1.23 cells/mLであった（Fig. 37）。8月13日までは，2～5 cells/mLで推移したが，8月16日以降急速に増殖が見られ，8月25日には3,950 cells/mLと10^3 cells/mLのオーダーに達し，赤潮を形成した。8月29日までの5日間，細胞密度は2,000～4,000 cells/mLの範囲で推移した。着色は1,000cells/mL以上でみられ，1,000～3,000 cells/mLの範囲では黄土色，4,000 cells/mL以上では赤褐色を呈していた。その後9月2日に52.5 cells/mLまで一旦減少したが再び増加し，9月4～10日にかけて643～1,160 cells/mLの範囲で推移した。しかしながら9月13日以降，急激に減少した。遊泳細胞はその後も0.005～1 cells/mLの範囲で推移し，12月3日まで観察された。

気象および海象

1997年から1998年にかけて，冬期水温は平年より著しく高めに推移した。降水量は4月～5月までは平年並であったが，梅雨時期の降水量は平年よりやや少なかった。1998年度は台風の発生が少なく，*H. circularisquama*の赤潮が発生する8月まで広島地方に接近した台風は一つもなかった。9月20日と22日に相次いで台風が来襲したが，この時*H. circularisquama*の細胞密度は1週間で1/150まで減少した。台風が近づいていた9月16～18日にかけて，大野瀬戸付近では月平均

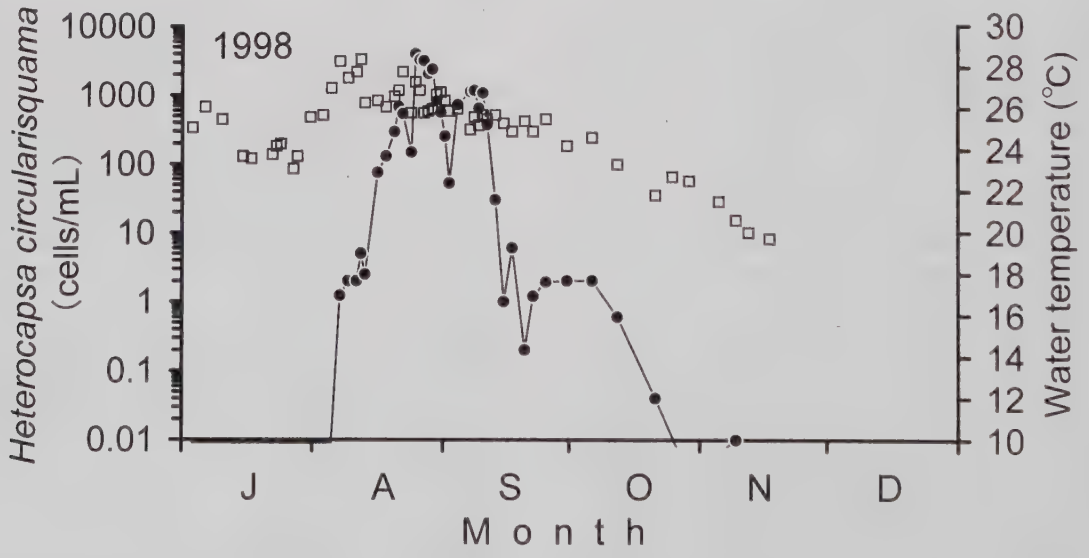


Fig. 37. Changes in water temperature (open square) and cell density of *Heterocapsa circularisquama* (closed circle with solid line) at Station 1 in 1998

Table 5. Concentrations of DIN, DIP, and DSi (μM), *Heterocapsa circularisquama* (*), and diatoms (cells/mL) at Station 1, 1998

Date	DIN (μM)	DIP (μM)	DSi (μM)	DIN:DIP	DSi:DIP	HC* cells/mL	Diatoms cells/mL
26 Aug 1998	1.9	0.33	39.0	5.7	117.0	3270	795
27 Aug 1998	2.0	0.48	38.8	4.1	80.2	3150	892
28 Aug 1998	1.2	0.54	35.1	2.2	65.1	2060	317
29 Aug 1998	1.1	0.52	33.3	2.1	64.5	2380	787
30 Aug 1998	1.3	0.38	34.4	3.4	91.4	813	1174
31 Aug 1998	1.5	0.45	32.2	3.3	71.9	565	3672
1 Sep 1998	2.3	0.59	27.1	3.9	45.9	255	3700
2 Sep 1998	5.3	1.26	19.1	4.2	15.2	52.5	1655
4 Sep 1998	1.7	0.40	25.4	4.3	63.9	727	4474
7 Sep 1998	4.6	1.58	6.5	2.9	4.1	1120	1168
9 Sep 1998	1.5	1.33	29.2	1.2	21.9	643	2278
10 Sep 1998	1.5	1.28	30.4	1.2	23.7	1067	1130
11 Sep 1998	13.0	1.10	29.6	11.8	26.8	370	1179
13 Sep 1998	0.9	1.23	28.4	0.7	23.1	30	2017
15 Sep 1998	2.6	1.25	24.8	2.1	19.8	1	3057
17 Sep 1998	3.9	1.44	16.7	2.7	11.7	6	2368
20 Sep 1998	3.8	1.26	19.8	3.0	15.7	0.2	516

風速2.2m/sを大きく上回る3.5～4.2m/sの北北東の風が連吹していたことから，この風による吹送流によって個体群が湾外に逸散させられたものと判断された。

遊泳細胞の出現が見られた期間の水温は16.0～28.4℃，塩分は25.8～31.2psuの範囲にあった。遊泳細胞が比較的高密度（＞100 cells/mL）に観察された時期の水温は25.2～27.8℃，塩分は26.1～31.0psuの範囲にあった。Table 5に，*H. circularisquama*赤潮が発生していた8～9月の栄養塩濃度を示す。赤潮発生期間中，DINが0.9～13.0 μM（平均2.9±2.8 μM, n＝17），DIPが0.3～1.6 μM（平均0.9±0.4 μM, n＝17），DSiが6.5～39.0 μM（平均27.6±8.2 μM, n＝17）で推移していた。DIN: DIP比はほとんどの期間で5を下回っており（平均3.4±2.4 μM, n＝17），しかもDINはほとんどの期間で2 μM以下であったことから赤潮期間中窒素が増殖の制限因子になっていた可能性が考えられた。このことを示すように，濃密な赤潮が発生した8月26日は海域が強い赤褐色に着色していたが，8月27日以降は細胞密度の変化はほとんど無いにも拘わらず，赤潮海域の着色は，前日に比較して赤みが低下し，黄土色を呈していた。これは1995年の赤潮発生時とは大きく異なる現象であった。大野瀬戸以外の海域でも，*H. circularisquama*赤潮中では窒素が欠乏していた（三島ら，2001）。

競合生物および捕食生物

*H. circularisquama*の赤潮発生前は，珪藻類が2,000～5,000cells/mLの密度で推移していたが，赤潮最盛期の8月下旬から9月上旬にかけては366～1,512 cells/mLとやや少なめに推移していた。*H. circularisquama*赤潮中には，*Prorocentrum*属（*P. triestinum, P. micans, P. dentatum*），*Scrippsiella trochoidea, Ceratium furca, Gymnodinium* sp.（15 μm前後の小型不明種）が比較的高密度に観察され，*H. circularisquama*の増減と良く似た傾向を示すなど，1997年度と同様の挙動を示していた。*Cryptomonas* sp.は8月24日に最高密度として20 cells/mLで出現したが，それ以降は急激に減少し，ほとんど観察されなくなった。

Fig. 38に1998年の赤潮末期に観察された捕食者の写真を示す。この年，捕食者としては*Gyrodinium dominans*が最高50 cells/mL出現していた他，無殻少毛繊毛虫の*Tontonia* spp.が最高で35 individuals/mL，*Strombidinium* spp.が20 individuals/mL，有鐘繊毛虫の1種*Favella* spp.が0.94 individuals/mLで検出されるなど，過去の赤潮発生時に比べて繊毛虫の出現密度が非常に高かった。カイアシ類も0.40～0.97 individuals/mLと高密度で推移していた。特に赤潮末期の9月上旬にこれら捕食者は多く観察され，活発に*H. circularisquama*の現場個体群を捕食していたものと推察された。これらの捕食者が高密度に観察された8月30日から9月4日にかけて*H. circularisquama*の細胞密度が一時的に減少すると同時に，珪藻類の増加が観察された。

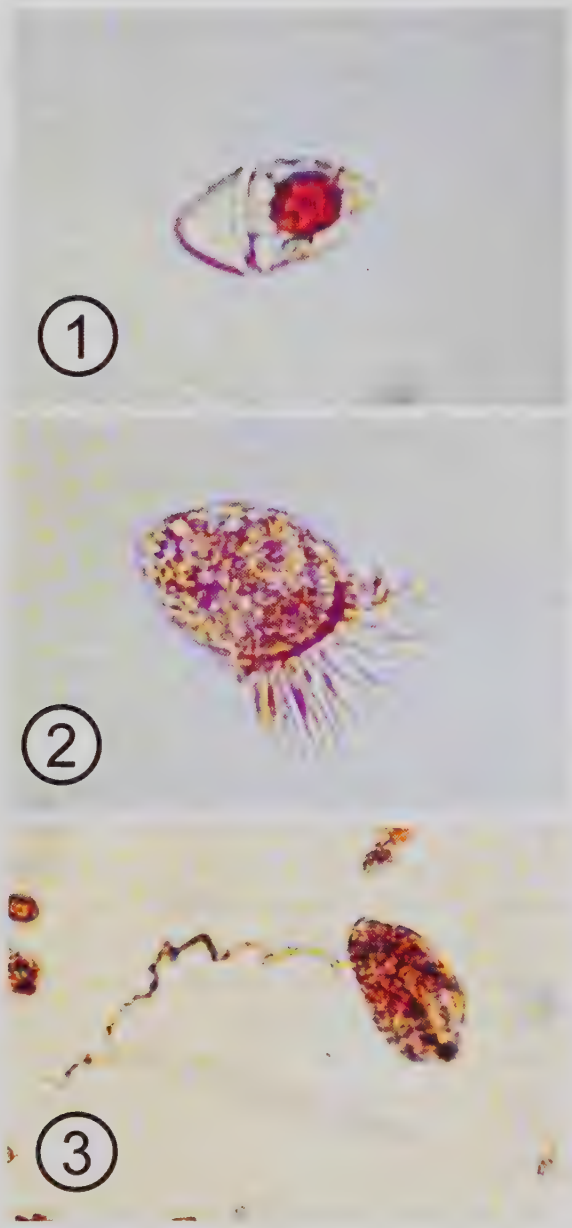


Fig. 38. Occurrences of predators during *Heterocapsa circularisquama* red tide periods in Hiroshima Bay, 1998. 1; Heterotrophic dinoflagellate *Gyrodinium dominans* (×1227). A reddish brown prey which appears to be captured *H. circularisquama* cell was observed in their foods vacuole. 2; An oligochin ciliate *Strombidinium* sp.(×660). 3; An oligochin ciliate *Tontonia* sp. (×498).

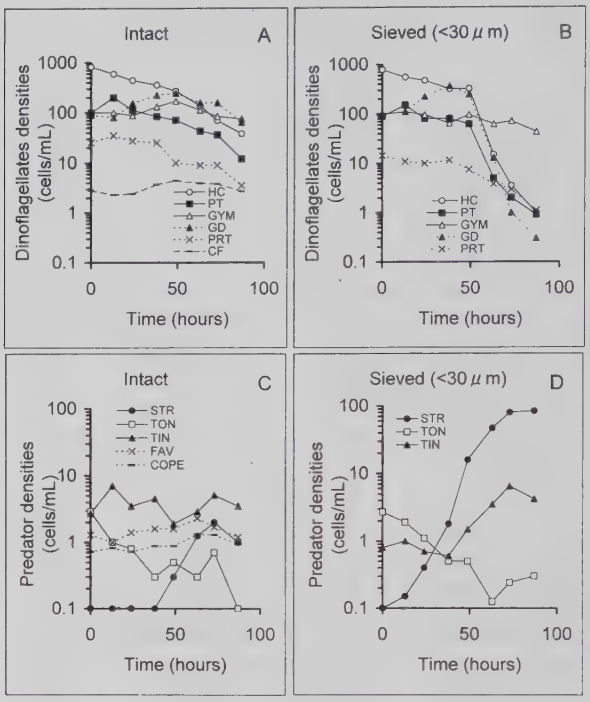


Fig. 39. Changes of *Heterocapsa circularisquama* (HC), other dinoflagellates, and their predator densities in the laboratory conditions (27.5℃, 12hL:12hD, 65 μmol photons/m²/s). The sample was collected on 30 August 1998 at Station 1. PT: *Prorocentrum triestinum*, GYM: *Gymnodinium* sp., GD: *Gyrodinium dominans*, PRT: *Protoperidinium steinii*, CF: *Ceratium furca*, STR: *Strombidinium* spp., TON: *Tontonia* sp., TIN: *Tintinopsis* spp., FAV: *Favella* spp., COPE: Copepods.

天然赤潮海水を室内で培養した時の捕食者等の動向

Fig. 39に赤潮最盛期である8月30日に採水された海水を現場水温で培養した時の鞭毛藻およびそれらの捕食者の遷移を示す。採水された海水をそのまま培養したintact区では*H. circularisquama*と*Prorocentrum triestinum*は実験開始から連続的に減少し，終了時には初期密度の4.6%まで落ち込んでいた。*G. dominans*と*Gymnodinium* sp.は培養開始後50時間までは3倍程度増加したがその後徐々に減少した。sieved区では実験開始後50時間まではintact区とほとんど大差なく生物相が推移していたが，50～80時間後にかけて*H. circularisquama*，*P. triestinum*，*G. dominans*が急減した。*Gymnodinium* sp.についてはintact区と変化はなかった。Sieved区の50時間以降の生物相の変化について，複数種が同時に減少していることから，捕食者による摂餌活動の影響が疑われた。そこで，intact区とsieved区の捕食者の動向について比較した所，sieved区では無殻少毛繊毛虫*Strombidinium* spp.が最大84 individuals/mLにまで増殖し，他の鞭毛藻の細胞密度を凌駕していたことから，本種がsieved区の50時間以降に*Gymnodinium* sp.を除く鞭毛藻群を多量に摂餌したことが原因であると判断された。ただし，intact区のように特定の捕食者が急激に増殖しない場合でも緩やかではあるが細胞密度は減少しており，*H. circularisquama*の天然個体群は複数の捕食者によって一定量摂食されていたと考えられる。

考　　察

広島湾における4ヵ年の*H. circularisquama*赤潮の発生と環境

1）初期発生期

広島湾における*H. circularisquama*の初期発生は，最も早かったのが1998年度で8月上旬，遅かったのが1996年度の10月中旬と年によって差が大きかった。これは英虞湾とは大きく異なる特徴である。この原因としては，シードポピュレーションとなる個体群の供給が不安定であったり，あるいは増殖初期の環境要因がその後の赤潮発生に深く関与していること等が想定される。

室内実験から得られた*H. circularisquama*の増殖特性によれば，本種は高温・高塩分環境下で最も活発に増殖する（Yamaguchi *et al.*, 1997）。前節で述べた通り，英虞湾では高温・高塩分環境下で大規模な赤潮が発生しており，室内実験の結果と一致する。一方で，本種は低温・低塩分環境下では著しく増殖が低下する。特に低温には弱く，10℃以下では全く増殖できない（Yamaguchi *et al.*, 1997）。1995年に発生した本種の遊泳細胞を1細胞ずつマイクロプレートに収容し，10℃暗所で3ヵ月静置した所，供試した50 wellsすべての個体が死滅していた（未発表）。同様な結果は培養条件下で得られた一時性シスト（temporary cyst）でも観察されている（内田，私信）。広島湾の平均的な最低水温は9～10℃で，これは*H. circularisquama*の生存限界に近い。英虞湾では最低水温が11～13℃の範囲なので，広島湾は英虞湾に比較して*H. circularisquama*の越冬が困難な海域と言える。

Table 6に*H. circularisquama*赤潮の発生時期と広島湾の最低水温との関係を示した。図から分かるとおり，冬期水温が例年になく低く推移した1996年は初期発生が遅く，逆に高く推移した1998年は初期発生が早い。このことから，広島湾では，冬期水温によって越冬個体群の密度が大きく左右され，以後の赤潮発生時期にも影響している可能性が示唆された。1998年のように著しい暖冬の場合，越冬個体群が多かったため初期発生が例年になく早く，*H. circularisquama*の増殖盛期と最高水温期（広島湾では7月下旬から9月上旬）が重なり，急速な増殖を引き起こしたものと考えられる。こうした関係は次章で述べるように全国の*H. circularisquama*赤潮発生件数と冬期水温との関係でも明瞭に認められる。このことから推察すると，近年の暖冬傾向とそれに伴う沿岸域の冬期水温の上昇は，*H. circularisquama*の越冬に有利に働き，本種の赤潮の蔓延を助長している可能性がある。このことについては次章でさらに詳細に検討する。

2）赤潮形成期

Table 7に*H. circularisquama*赤潮発生時の水温，塩分について，今回の観察結果および他海域での観察結果の一覧を示した。英虞湾においては，水温23～31℃，塩分31～34psuの範囲で最も頻繁に赤潮が観測されている。一方，広島湾では，水温15～27℃，塩分26～32 psuの範囲で赤潮が観測された。過去の報告をみても，福岡湾においては，*H. circularisquama*による赤潮は，水温22.7～28.0℃，塩分が32.61～32.83psuの範囲で，（山本，田中，1990），楠浦湾では水温26.0～28.5℃の範囲で（吉田，宮本，1995），豊前海では水温21.8～22.3℃，塩分が24.3～27.0psuの範囲で発生している（江藤ら，1998）。発生時の水温は瀬戸内海西部である広島湾や豊前海の方がやや低い水温域まで見られ，塩分は明らかに英虞湾や博多湾より広島湾や豊前海の方が低い範囲で発生している。しかしながら，英虞湾産および広島湾産の株を用いた室内実験によれば，両者の水温・塩分に対する増殖応答の違いは見られなかったという

Table 6. Relationship between minimum water temperature and timing of first detection of *Heterocapsa circularisquama* (small illustrations) in Hiroshima Bay

Year	Water temperature February	Variation	First detection of motile cells of *Heterocapsa circularisquama* July	August	September	October
1995	10.6℃	0.3℃				
1996	9.6℃	−0.7℃				
1997	10.5℃	0.2℃				
1998	11.4℃	1.1℃				

Table 7. Records of water temperature and salinity during the red tide due to *Heterocapsa circularisquama* at five different locations

Month/Year	Locations	Water temperature (℃)	Salinity (psu)	Literature
Aug/1992	Ago Bay	23.8～26.9	33.2～33.4	This study
Aug/1994	Ago Bay	28.1～31.6	33.1～34.1	This study
Nov/1995	Hiroshima Bay	15.7～17.8	31.7～32.2	This study
Oct/1997	Hiroshima Bay	21.4～26.5	28.1～31.4	This study
Aug/1998	Hiroshima Bay	25.2～27.8	26.1～31.0	This study
Aug/1989	Fukuoka Bay	22.7～28.0	32.61～32.83	Yamamoto and Tanaka (1990)
Sep/1997	Buzen Sea	21.8～22.3	24.3～27.0	Etou *et al.* (1998)
Sep/1994	Kusu～ura Bay	26.0～28.5	–	Yoshida and Miyamoto (1995)

(山口, 1998)。すなわち, 至適増殖水温と塩分は, いずれの場合も30℃および25～30 psuであり, それより低くなると増殖は悪くなる。このことから, 広島湾のように大型河川が流入し, 冬期は水温が10℃以下まで低下する「河口域型」の湾は, *H. circularisquama*にとっては必ずしも好適な環境にあるとはいえないだろう。

前節で述べたように, 英虞湾においては底層の貧酸素水塊の発達と, 台風などによる一時的な攪拌による底層水の湧昇, 競合生物としての珪藻類の減少等が大規模赤潮発生に深く関与していた。広島湾ではほぼ毎年7月中旬～9月上旬まで貧酸素水塊が発生する（木村, 1999)。特に大規模発生年であった1998年は赤潮発生期に著しい貧酸素水塊が発生していた（三島ら, 2001)。このことから, 広島湾においても, 貧酸素水塊と赤潮発生は密接に関連していることが伺われ, 英虞湾との共通性が認められた。

広島湾における台風通過と赤潮との関連

4ヵ年の調査時にほぼ毎年*H. circularisquama*赤潮発生期に広島湾に台風が接近したが, いずれも赤潮発生には影響しないかむしろ抑制する方向に働いていた。例えば, 1997年の9月16～19日にかけて, あるいは1998年9月20～22日にかけて相次いで台風が広島湾の付近に接近しているが, その直前から*H. circularisquama*の細胞密度は大きく減少し, 以後も顕著な増殖を示すことはなかった。この原因としては広島湾の地形が深く関与しているものと考えられる。広島湾は, 湾口が南側に大きく開口しているため, 台風などが南海上に接近すると, 台風に向けて一時的に強い北寄りの風が連吹し, 結果として湾の表・中層では南向きの強い吹送流が生じる（高杉ら, 1998; 川西, 1999; Fig. 40参照)。広島湾においては, *H. circularisquama*の高密度分布層は, 0～5 mという表層付近にあるため, 一旦台風が近づいて北風が連吹すると, 表

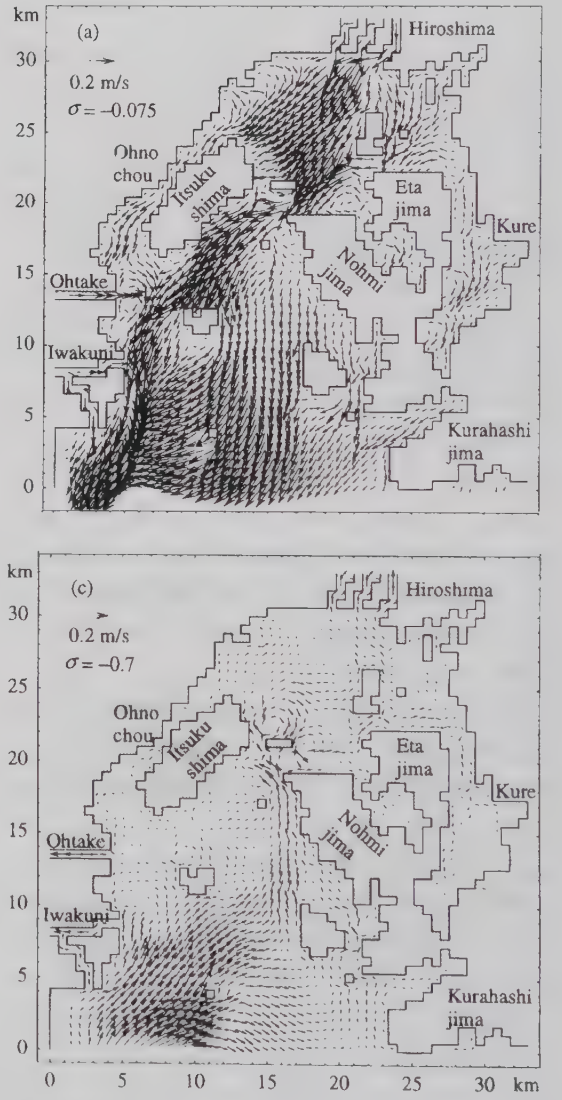


Fig. 40. Development of the simulated wind-driven currents in Hiroshima Bay when northern wind of 5 m/s are applied for 10 days [from Kawanishi (1999)]. Upper: surface, Lower: bottom. σ means relative depth at each points.

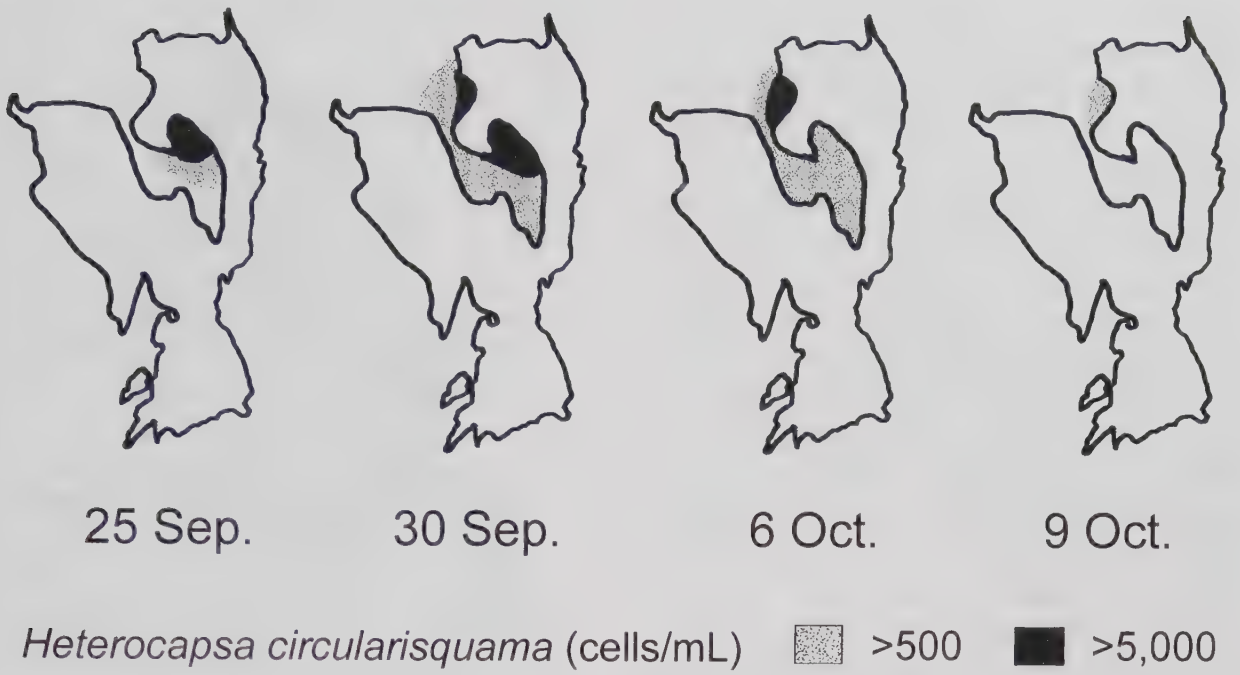


Fig. 41. Occurrences of the red tide due to *Heterocapsa circularisquama* in Etajima Bay, a small branch inlet of Hiroshima Bay (see Fig. 24). A typhoon passed near Hiroshima Bay from 16 through 19 September, 1997. The date set was provided in part from Hiroshima Prefectural Fisheries Experimental Station.

Table 8. Comparison of mean nutrient concentrations in water column (0, 2, 5m depths) in Ago Bay (1996) and Hiroshima Bay (1997)

Location	DIN (μM)	DIP (μM)
Ago Bay	2.9 ± 2.1	0.07 ± 0.10
Hiroshima Bay	4.2 ± 5.4	0.24 ± 0.31

層付近の*H. circularisquama*の個体群は沖合に移流拡散し，結果として細胞密度が大きく減少するものと考えられる（Fig. 40参照）。もし台風接近により湾外に移流拡散する個体が少ないと，英虞湾同様，底層から供給された豊富な栄養塩類などを利用して大規模な赤潮が発生する可能性は十分に考えられる。

Fig. 41に1997年９月下旬から10月上旬にかけて広島湾の枝湾である江田島湾における*H. circularisquama*赤潮の推移を示す。この年は前述のように９月16日と19日に相次いで台風が広島地方に接近した。この台風接近からおよそ１週間後に江田島湾内で最初の赤潮が発生し，比較的規模の大きな赤潮が２週間持続した（この時他の広島湾海域では赤潮は観測されなかった）。この江田島湾は湾全体が袋状に閉じた構造をしており，北部方向に開口した湾口も非常に狭い。このため，台風通過により強い北風が吹いても湾内の海水はほとんど交換することがないものと判断される（Fig. 40）。こうした海域では台風通過後に赤潮発生が見られたことから，広島湾においても，移流拡散の影響が少なければ，台風通過による鉛直混合と大規模赤潮発生との間には強い相関があるものと推察された。

*H. circularisquama*赤潮発生と栄養塩環境との関連

広島湾は英虞湾と比較すると著しく富栄養化が進行し，沿岸部の水深が浅く鉛直混合がなくとも表層まで底質の影響が出やすい湾である。従って，英虞湾と比較すると周年を通じて水柱の栄養塩濃度が高く推移すると考えられる。Table 8に1996年の英虞湾のStn. Aと1997年の広島湾のStn. 4における表層（0～5 m）の平均栄養塩濃度を示す。英虞湾の平均DIN濃度は2.9±2.1 μM，DIP濃度は0.07±0.10 μMであったのに対し，広島湾では平均DIN濃度は4.2±5.4 μM，DIP濃度は0.24±0.31 μMであった。広島湾のDIN濃度およびDIP濃度は，英虞湾のそれぞれ1.45倍および3.43倍であることから，明らかに富栄養化の進行した湾と言える。さらに，広島湾における*H. circularisquama*の増殖盛期が，成層の発達する夏期よりも崩壊して鉛直混合が始まる秋期に重なることが多いため，台風等による撹

拌が発生しなくとも，海水は上下方向に良く混合され，底層から常に豊富な栄養塩類が供給されていると考えられる。この赤潮発生期の栄養塩供給の違いが，英虞湾と広島湾における赤潮発生機構が大きく異なることの主原因であると言える。

さて，1995年に*H. circularisquama*が最初に広島湾で赤潮を形成した年，赤潮期間中のDINは10 μM前後存在しており，比較的高い値であった。一方，DIPの濃度はDINに比較すると極端に少なく，DIN/DIPは60を越えていた。これは赤潮発生前からDIPが低く推移していたことと，高密度に増殖した*H. circularisquama*によって栄養塩が消費され，高N:P比環境下での制限因子であるDIPが枯渇状態に陥ったことの両方に依るものと推察された。本湾におけるリンの動態には，太田川の河川水量が深く関与している（田中，1995）。1995年の降水量は，例年に比較して極端に少なかったため，太田川水系からもたらされるリンの量も少なかったと推察される。本種のDIPの最小細胞含量はこれまで知られている赤潮生物の中でも比較的小さい（Yamaguchi *et al.*, 2001）。このことは，他の赤潮生物と比較して，低栄養塩環境（特に低リン環境）においても他の生物よりもより高密度に増殖できることを意味している。広島湾大野瀬戸海域の平均栄養塩濃度はDINで 5 ～ 10 μM前後，DIPで0.2～0.7 μMの範囲で推移するが，本種の最小細胞内窒素・リン含量から推定すると，現場海水中の栄養塩濃度で10^3cells/mLのオーダーまで増殖することができる。従って，広島湾の水中には攪拌による湧昇などが発生しなくても赤潮を形成するのに必要な窒素やリンは常に十分にあり，栄養環境的には英虞湾より勝っていると言えよう。また，*H. circularisquama*はDIP以外に溶存態有機リン（DOP）も利用できることが明らかになっている（Yamaguchi *et al.*, 2001）。1995年のように，本赤潮が低DIP濃度下で増殖し，長期間赤潮を形成した背景には，このような生理学的な特性があるものと考えられる。低リン環境への適応性については第 4 章でさらに検討を加えることとする。

なお，1998年の赤潮時のみ，*H. circularisquama*はDIN/DIP比の低い窒素制限環境下で赤潮を形成した。ただ，この赤潮時には他種鞭毛藻も多数混在し，さらには珪藻類も1,000～4,000cells/mL程度混在していたことから，必ずしも「単独赤潮状態」ではなかった。従って，赤潮中のプランクトン相も，1995年と比較すればかなり多様度に富んでいる印象を受けた。

赤潮の増減や分布に及ぼす物理学的要因

広島湾のように著しい閉鎖性海域では，海水交換は

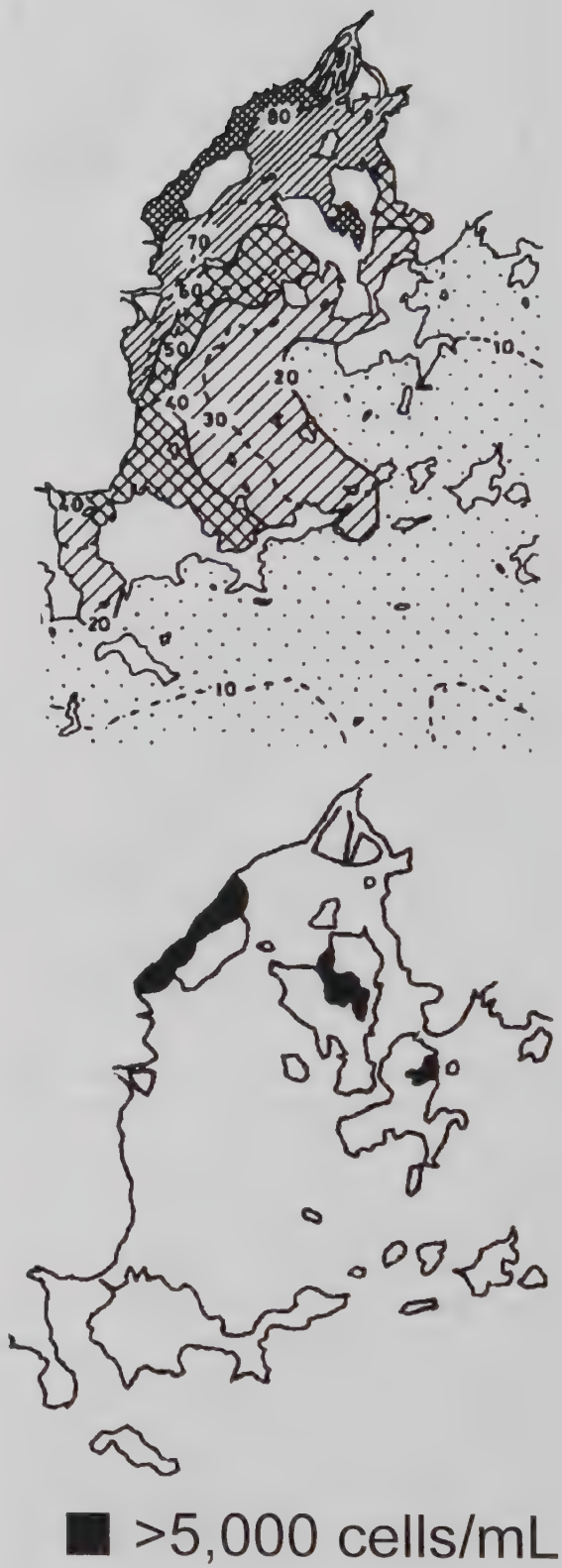


Fig. 42. Distribution of the water exchange rates (upper) massive red tide areas (lower) in Hiroshima Bay. The water exchange rate are taken from Chugoku National Industrial Research Institute (1986).

主に潮汐流，風による吹送流および河川水流入による密度流や鉛直循環流（エスチュアリー循環流）に支配されていると考えられる（高杉ら，1998; 川西，1999; 山本ら，2000; 李ら，2001）。Fig. 42に過去に広島湾で5,000 cells/mL以上の細胞密度が観察された海域と海水停滞率との関係を示した。広島湾の海水は，潮汐流により主に湾の南東部から湾外水と交換する。広島湾の北西部に位置する大野瀬戸あるいは江田島湾は，湾南東部から見て最も湾奥部にあり，湾外水の侵入が緩やかである。さらに，大野瀬戸は南東方向を厳島に遮られているため，他の海域と比較して海水交換が最も低くなっている（中国工業技術試験所，1986; 川西，1999）。こうした海水交換が最も低い海域と*H. circularisquama*の高密度発生海域は完全に一致している（川西，1999）。さらに，1997年の観測結果からも明らかなように，同じ海域であっても，*H. circularisquama*の個体群は小潮の期間に増加し，大潮の時に顕著に減少するサイクルを示していた（Fig. 33）。さらに大野瀬戸の水平分布も，風向と風速に応じて短期的に分布範囲が変化していたことから（Fig. 34），広島湾の*H. circularisquama*の水平的・経時的増減には，潮汐や風による吹送流の影響が強く影響していることが伺われた（高杉ら，1998; 川西，1999）。

1995年の*H. circularisquama* 赤潮は11月に発生した。この時の水温は14.7～17.8℃の範囲にあり，本種の増殖範囲の下限に近かったと判断される。実際に測定した現場個体群の増殖速度は0.12～0.26 divisions/dayと極めて低かった。増殖にとって最も重要な因子である水温が好適な範囲に無かったにも拘わらず赤潮を形成できたということは，この海域の海水交換が極めて低いことに由来したと考えられる。

*H. circularisquama*の晩秋型赤潮の発生機構

ところで，現場の植物プランクトン個体群が，室内実験で得られる至適温度域より遥かに低い水温域で多量に出現することは古くから知られている（Smayda, 1980）。1995年の広島湾で観察された*H. circularisquama*の晩秋型赤潮は，1992年の英虞湾，1998年の五ヶ所湾と舞鶴湾，1999年の阿曾浦でも観察されている。*H. circularisquama*に限らず，本邦沿岸だけでも，中海の*Prorocentrum minimum*（Kondo *et al.*, 1990），久美浜湾，仙崎湾および宮野河内湾における*Gymnodinium catenatum*（Ikeda *et al.*, 1989; 馬場ら，1995; 西岡ら，1993），浜名湖，五ヶ所湾，久美浜湾，豊前海における*Karenia mikimotoi*（尾田，1935; 花井ら，1992; Honjo *et al.*, 1991; 寺田ら，1987; 西岡ら，1993）など数多くの晩秋～冬期赤潮の事例が報告されている。いずれの種類も増殖至適水温は20～25℃であるが（Kondo *et al.*, 1990; 山口，1994; Blackburn *et al.*, 1989; Yamamoto *et al.*, 2002），実際の赤潮はそれよりも10℃近く低い水温域で発生している。この原因として，同じ種類が同じ海域で出現する場合，発生時期によって水温に対する増殖応答など遺伝的に異なる集団が存在する可能性も考えられる。しかし，過去の知見によれば水温に対する増殖応答が異なる集団の存在は報告されていない（Kondo *et al.*, 1990; 山口，1998）。従って，至適増殖水温帯と実際の現場海域で出現している時の水温との相違は，環境要因や生態学的要因によって引き起こされていると考えられる（例えば，Ichimi *et al.*, 2001）。その要因の一つとして，陸域から淡水の流入が少なくなる冬期に内湾域の海水交換が著しく悪くなることが指摘されている（杜多ら，1993）。

11～12月に発生する*H. circularisquama*の晩秋型赤潮は，夏期の赤潮に比較して頻度や規模は小さい。しかし，水温が20℃を下回る時期に赤潮を形成するという事実は，*H. circularisquama*が高温環境下で増殖するというこれまでの観測結果と一見矛盾するデータである。もちろん発生海域の海水交換率が小さいということは，低い速度でしか増殖できないこの時期に赤潮を形成するのに必要な条件であることは間違いないが，それだけですべてを説明することは困難である。有害渦鞭毛藻の発生原因を考察する上で，この晩秋型赤潮は水温や塩分以外の重要因子の存在を示唆しているので以下に十分な考察を加えた。

晩秋型赤潮は水温が著しく低下しているため，これが*H. circularisquama*の増殖，さらには赤潮の発生を促す主要因とは成りがたい。もう一つの要因として，生態学的観点から考えられるのは種間競合，特に珪藻類との競合の問題である（Kondo *et al.*, 1990; 西岡ら，1993）。西日本の内湾では，成層が崩壊した直後の9～10月に珪藻類の大規模な秋期ブルーミングが観察されることが多い。この時期は水温，塩分，栄養塩濃度といった環境要因は*H. circularisquama*にとって好適な範囲にあるが，栄養競合者である珪藻類の個体群も著しく多いため一時的に増殖が抑制されているのではないかと考えられる。しかし，11～12月になると日照時間や照度が低下し，なおかつ急激な水温低下で鉛直混合が激しくなる（谷本ら，1996）。このような特殊な環境が，一時的ではあるが，珪藻から渦鞭毛藻群集への種遷移を促している可能性が考えられる。

長井（1995）は播磨灘における現場観測データの重回帰分析の結果から，12～1月にかけて一時的に大型珪藻*Coscinodiscus wailesii*が少なくなる原因として第一に照度不足をあげている。実際に現場で観測される

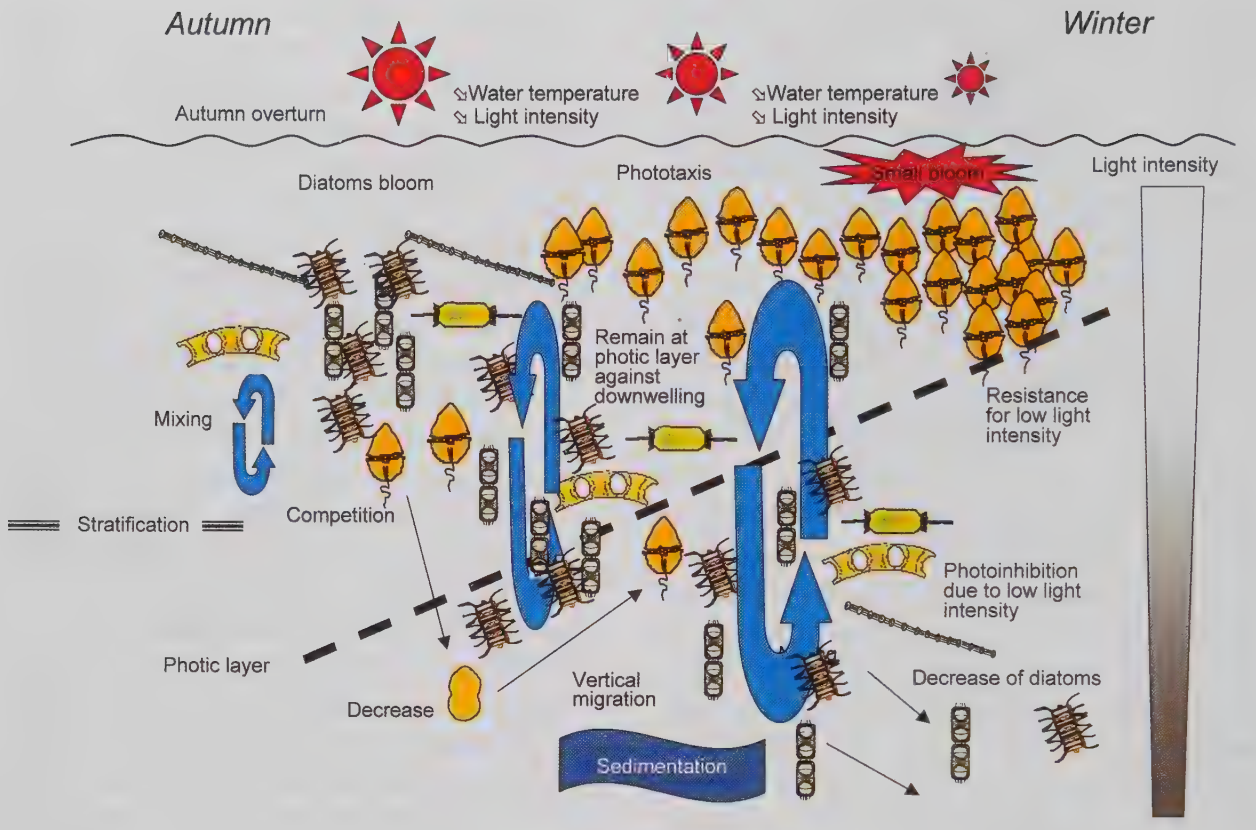


Fig. 43. A schematic representation of late autumn blooms of *Heterocapsa circularisquama*. The environmental factors which influenced this episode are not consistent with "Margalef's Mandala" and its modified model proposed by Smayda and Reynolds (2001) to explain HAB developments in the sea because late autumn bloom occurs in highly turbulent and high nutrient conditions which disfavor small dinoflagellate bloom. This large discrapancy appears to be due to a lack of consideration of the abilities of phototaxis and low light resistance of the dinoflagellate species.

照度と*C. wailesii*の光に対する増殖応答との関係を見ても，この時期*C. wailesii*が明らかに照度不足で増殖速度が抑制されていることが証明されている（西川ら，2001）。同様な現象はNarragansett湾における珪藻類の出現パターンでも指摘されている（Hitchcock and Smayda, 1977）。晩秋から冬期にかけては日照時間が少なくなるだけでなく，日射量の絶対量も低下，さらには海水が鉛直混合している環境では，珪藻類は運動能力が無いため沈降し，下降流によって底層に移動した時は表層に浮遊している時よりもさらに照度不足に陥っているものと推察される（Fig. 43）。こうした照度ストレスを受けた珪藻は浮遊性も低下していると考えられ，水柱からの沈降除去（sedimentation）の影響も受けやすくなることが示唆される。

一方，鞭毛藻は遊泳能力があり，しかも走光性（phototaxis）も有していることから，鉛直的な海水の混合にある程度逆らって光条件の満たされた表層に留まることが可能であると考えられる（Fraga *et al.*, 1988）。実際に1995年の広島湾の秋期赤潮時にも，海水が鉛直的に混合しているにも拘わらず，*H. circularisquama*の遊泳細胞は表層付近を中心に分布していた（Fig. 27）。同じような現象は1997年の豊前海で発生した秋期赤潮時にも観察されている（江藤ら，1998）。遊泳能力の高い鞭毛藻が，表層から底層に向かう流れ（下降流）に抗して表層に留まり，結果的に珪藻に変わってブルームを形成することに成功する例はいくつかの海域でも報告されている（Fraga *et al.*, 1988; Fraga *et al.*, 1989; Fermin *et al.*, 1996; 小野ら，2000）。さらに，*H. circularisquama*の光に対する半飽和常数（最大の増殖速度を与える照度の半分の値）は渦鞭毛藻の中でも非常に低く，珪藻類に比べても圧倒的に低いことが指摘されている（山口，1997）。このことはより他の栄養競合者よりも低い照度での適応性が高いことを示す。

以上のことから，*H. circularisquama*の晩秋型赤潮の発生機構は次のように要約される。まず先行して秋期ブルーミングを引き起こした珪藻類が，11月以降，照度や日照時間の低下と鉛直混合による有光層以下へ

の移送の増大の結果，照度不足に陥り，栄養塩が十分存在するにも拘わらず増殖速度の低下およびsedimentationの増大によって個体群が急速に減少する。このため，低照度での適応性が高く物理的な鉛直混合に逆らって有光層に留まることが可能な*H. circularisquama*にとって，種間競合の少ない好適な環境が一時的に形成され，徐々に増殖して局地的な赤潮を形成することに成功しているものと考えられる。しかしながら，この時期は水温が低下しており，個体群を維持するために必要な水温の下限に近いことから，赤潮は海水交換が著しく低い海域に限られ，夏期赤潮のように大規模かつ広範囲な赤潮となることは少ない。

Margalef *et al.*（1979）は有害な渦鞭毛藻の赤潮発生機構を説明するため，現場海域における珪藻類と渦鞭毛藻群集の遷移機構を，海水の攪拌と栄養塩濃度から説明したモデル "Margalef's Mandala"を提唱した。すなわち，攪拌が激しく栄養塩濃度も高い環境では，増殖速度の速い珪藻類が優占し，逆に成層が発達して栄養塩濃度も低く推移する環境では，増殖速度が遅いものの低栄養環境に適応した生理特性を有している渦鞭毛藻が優占しやすいという理論である。この考えは近年有害な鞭毛藻のブルーム発生を説明するモデルとして広く受け入れられている（Hallegraeff, 1998b; Smayda and Reynolds, 2001）。英虞湾や広島湾でも，周年を通じて攪拌も栄養塩濃度も低く推移する夏期に*H. circularisquama*の赤潮が頻発するということでは，本種の赤潮発生もマクロ的に見ればMargalef's Mandalaに従う部分が大きいと言える。ところが，*H. circularisquama*を含め本邦でしばしば観察される渦鞭毛藻の晩秋～冬期赤潮は，攪拌が最も激しく，かつ栄養塩濃度も高く推移する時期に発生することから，この仮説とは完全に矛盾する。Yamamoto and Okai（2000）も，三河湾における赤潮発生と鉛直混合との関係をボックスモデルを用いて解析し，Margalef *et al.*（1979）が指摘するような，鞭毛藻赤潮が成層期に発生し，珪藻類赤潮が鉛直混合期に多いという理論とは矛盾する結果を得ている。特に鞭毛藻は鉛直混合時に流れに逆らって特定の水深で高密度に集積する性質があるため，鉛直混合期でも赤潮を形成できるのではないかと指摘している（Yamamoto and Okai, 2000）。*H. circularisquama*の晩秋型赤潮の発生機構を考えた場合，著者も基本的にYamamoto and Okai（2000）の考えに賛同できる。

このように，Margalef *et al.*（1979）の提唱した仮説，これをベースとして提唱された有害渦鞭毛藻の種遷移モデル（Reynolds and Smayda, 1988; Smayda and Reynolds, 2001）では，流速，成層，あるいは栄養塩濃度といった海洋学的な環境条件とそれに適応できる渦鞭毛藻の種構成を概念的に予測することは可能でも，「いつ，なぜ渦鞭毛藻の大規模な赤潮が発生するのか？」というより根本的な問題に対しては十分な回答を示していない。このモデルの最大の問題点は，珪藻と渦鞭毛藻の種遷移を栄養塩と鉛直混合という2面からのみ説明しようとし，両者の光に対する増殖応答の違いや渦鞭毛藻自体の運動能力について十分に考慮していないことに依るものである。室内試験においても，攪拌が渦鞭毛藻の増殖を抑制する例は稀で，全く影響しないかむしろ促進することが最近明らかにされた（Sullivan and Swift 2003）。*H. circularisquama*の晩秋型赤潮は，珪藻類と渦鞭毛藻群集の遷移を攪拌や栄養塩濃度だけで説明することの難しさを示すと同時に，渦鞭毛藻の大規模赤潮発生に競合者としての珪藻類の動態が深く関係していることを示していると言えよう。

*H. circularisquama*と珪藻類との競合関係

先に述べた晩秋型赤潮だけでなく，*H. circularisquama*の出現と珪藻類との反比例関係は1995年, 1997年，および1998年の夏期赤潮形成期にも観察された。前述のように，英虞湾における4年間の観測結果においても，*H. circularisquama*と珪藻類（特に*Chaetoceros* spp.）の出現密度との間には明瞭な逆相関が認められており，両湾の観測結果は良く一致する。珪藻類が*H. circularisquama*の増殖を抑制する理由としては，栄養塩や光環境をめぐる競合，あるいはアレロパシー作用（Imada *et al.*, 1991; Uchida *et al.*, 1996）などが想定される。過去の多くの現場観察においても，鞭毛藻と珪藻類とは明らかに逆相関関係にあることが報告されている（Pratt, 1966; Honjo and Tabata, 1985; 佐藤ら，1996; 松山ら，2000; 関口ら，2000）。*H. circularisquama*の増殖速度は次章で述べるように最大でも1.3～1.8 divisions/dayと珪藻類に比べて低く，物理環境や栄養環境などの条件が整っていると珪藻類の方が先に繁茂して*H. circularisquama*は場を占有できない。つまり，現場においては，*H. circularisquama*の最大の栄養競合者は珪藻類であると言える。*H. circularisquama*は上述のように何らかの理由で珪藻類が一時的に減少し，種間競合が低下した環境下で赤潮を形成する特徴がある。この種間競合が低下した期間が長いほど，またその時期に潮流や水温・塩分等の環境条件が好適であれば，*H. circularisquama*が大規模に増殖して赤潮を形成することが可能になると考えられる。

一般的に海産微細藻類の分野で取り扱われるアレロ

パシー作用は，鞭毛藻が珪藻類の増殖を抑制する関係について取り扱われたものが多い（Pratt, 1966; Uchida, 1977；松山ら, 2000）。逆に珪藻類が鞭毛藻の増殖を抑制するアレロパシー作用については，宮下ら（1994），広海ら（1995），関口ら（2000）の知見が散見される程度である。珪藻類に関しては，この他自己増殖阻害物質として脂肪酸が報告されている例（Imada *et al.*, 1991）もある。珪藻類と*H. circularisquama*を混合培養すると*H. circularisquama*が球形化し，いわゆる一時性シストに移行して増殖が抑制されることが報告されている（Uchida *et al.*, 1996）。現場観察においても，明らかに珪藻類と*H. circularisquama*の間には種間競合が観察されることから，栄養塩を巡る競合関係だけでなく，アレロパシーなどの化学生態学的な観点からのアプローチも望まれる。特に近年珪藻類が揮発性のアルデヒドを産生し（Jalliffier-Merlon *et al.*, 1991），またそれらは動物プランクトンなどに対して毒性を示すという報告が見られるようになってきた（Ianora, 2001）。従って，珪藻類が*H. circularisquama*を含め多種プランクトンに与える作用についても今後調査する必要がある。

以上のように，*H. circularisquama*の増殖は，水温，塩分，風，海水交換といった物理化学的要因よってコントロールされており，さらに現場海域における短期的な増減を考えるには栄養競合者や捕食者などの種間競合も考慮に入れる必要がある。共存する他種生物と競合しながら，与えられた光・栄養環境を自らの個体群維持のために獲得しなければならない（Smayda, 1980）。赤潮のように特定の1種類が突出して増殖し，場を占有するためには，他種生物との競合関係にうち勝たなければならないだろう。

3）赤潮衰退期

広島湾における*H. circularisquama*の鉛直分布と海水交換との関連

広島湾では英虞湾とは異なり，台風通過によって赤潮が消滅する事例が度々観察された。これは先に述べたように表層個体群が吹送流によって湾外に移流拡散したことが原因である。しかしながら，英虞湾では台風通過によって同様に表層水が湾外に持ち出されるにも拘わらず赤潮はその後増大していた。英虞湾の方が湾奥の体積に比べ湾口の断面積が著しく小さいため広島湾に比較すると吹送流による海水の流出量は少ないことが影響していることは十分に考えられる。これ以外にも，*H. circularisquama*の鉛直的な分布状況も流出に大きく影響している可能性がある。一般的に鞭毛藻の細胞が湾外に拡散されず湾奥に高密度の群集を維持するためには，エスチュアリー循環流など湾奥に向かう下層流に乗ることが重要である（例えば山本，大中, 1999）。英虞湾では*H. circularisquama*の高い細胞密度は5 m以深の中底層に多く分布している（Fig. 8参照）。中底層に本種が分布している場合は吹送流やエスチュアリー循環流など表層で湾外に向かう流れに影響されることは少ない。表層で湾口に向かう流れが発達している場合，むしろ中底層では湾奥に向かう流れが発達するため，台風などによる移流拡散の影響は少ないと考えられる。赤潮鞭毛藻の鉛直分布に影響を及ぼす物理化学的な環境としては，水深，照度，水温，海水の鉛直安定度などが考えられる。広島湾の*H. circularisquama*が英虞湾に比較して常に表層付近に分布する理由は不明だが，他の渦鞭毛藻では高い細胞密度が晴天時には中層で，また雨天・曇天時には表層に多く分布することが観察されている（山口, 1994; 樽谷, 1999）。また，本種が照度に対応して日周鉛直移動を行ったり（江藤ら, 1998），同じ英虞湾でも照度の低下する秋期において1～2 m付近の表層に分布することなどから，照度が鉛直的な分布に強く影響を及ぼしていると考えられた。広島湾は英虞湾と比較して富栄養化が進行しているため透明度が低く，このため*H. circularisquama*は昼間十分な光を得るために表層付近まで上昇してきている可能性がある。この分布特性が台風通過時などで表層における拡散が増大する時に個体群を減少させる一因となっているのであろう。

現場個体群の増殖に必要な最低水温

広島湾における調査から，天然個体群の増加は15℃を下回るとほとんど停止すると推察された。1992年秋期に三重県の英虞湾で発生した本種の赤潮の場合も，水温が15～16℃を下回ると細胞密度が急激に低下していた。両湾における現場観察の結果からは，*H. circularisquama*が物理的な拡散や捕食圧の影響を乗り越えて自らの個体群を増大させるに必要な増殖速度を得るためには，15℃以上の水温が必要であると考えられる。一方で，本種の増殖が停止する水温はさらに低いものと考えられる。例えば，1995年には，水温が11.8℃を記録した12月22日の試料中にも，分裂中の細胞が全体の2.9%認められた。また，同時期の赤潮海水を10℃のインキュベータ中に静置すると，ほとんどの細胞が球形化してしまうものの，少なくとも1週間後までは低い割合ながら遊泳細胞が存在することを確認した（但し1ヵ月後には死滅）。従って，本種の分裂が完全に停止する水温あるいは生存が不可能な水温は10℃以下であると推察された。生残が可能な水温下限を

確認することは，本種の遊泳細胞で越冬できる水温がどの程度であるのか，あるいは分布の北限水域の判断基準となるので重要である。これについては次章で詳細に述べる。

広島湾における捕食者の動向

本種を摂食する生物としては，動物プランクトン，繊毛虫類，従属栄養性鞭毛藻などが考えられ，英虞湾においては有鐘繊毛虫や*Gyrodinium dominans*が実際に現場海域で出現していた主要な捕食者であることを示した。1995年の広島湾における秋期赤潮時に，有鐘繊毛虫や*G. dominans*の増殖はきわめて不活発であった。しかし，1998年の赤潮時には，無殻少毛繊毛虫である*Tontonia* spp.や*Strombidium* spp.，有鐘繊毛虫である*Favella* spp.，カイアシ類および*G. dominans*の個体群が高密度で観察され，いずれも活発に*H. circularisquama*を捕食している様子が観察された。Kamiyama and Arima (1997) においても*Favella*属の摂食圧の重要性が指摘されていることから，基本的に，これら繊毛虫群を含む動物プランクトンおよび*G. dominans*が現場*H. circularisquama*個体群の最大の捕食者で，ブルームの減少に大きく貢献していると考えられる（Kamiyama *et al.*, 2001)。ただし，これら捕食者の出現状況には年によって顕著な差異が認められており，常に主たる赤潮の減少要因として機能しているかどうか判断できなかった。

1998年の赤潮海水を室内で培養した結果では，採水した海水をそのまま観察した結果とプランクトンネットで30μm以上の画分を除いた場合で捕食圧のパターンが大きく異なった。この実験の場合，30μm以上の画分を除いた実験区の本来の目的は，混在するカイアシ類や有鐘繊毛虫を取り除いて*H. circularisquama*などの小型渦鞭毛藻と*G. dominans*との比較的単純な系を構築し，大型の捕食者と従属栄養性渦鞭毛藻のそれぞれの捕食圧を分けて定量化することを想定したものであった。結果として，30μm以上の画分を除いた区では，一時的に*G. dominans*の増殖と*H. circularisquama*の減少が観察されたものの，培養開始50時間以降に無殻繊毛虫の一種である*Strombidium*spp.の捕食圧によって*H. circularisquama*だけでなく*G. dominans*の細胞密度が24時間で99%も減少した。一般的に考えれば30μm以上の画分を除いた実験区の方が初期の捕食者の種類数も絶対密度も低く，結果として低い捕食圧が観察されるものと推定されるが，結果は全く逆であった。ここで重要なのは，*Strombidium* spp.がintact区では明瞭な増殖を示さず，sieved区で著しく増えた理由である。餌料としての小型渦鞭毛藻の密度はどちらの実験区も変わらないことから，sieved区での*Strombidium* spp.の増殖は，*Strombidium* spp.が30μm以上の画分にあると想定される「自己の増殖を律速する要因」から解放された結果であると考えられる。おそらく，30μm以上の画分に存在して*Strombidium* spp.の潜在的捕食者となり得るカイアシ類（Suzuki *et al.*, 1999）や*Ceratium furca*などの混合栄養性渦鞭毛藻（Li *et al.*, 1996）が居なくなったことで，*Strombidium* spp.と小型渦鞭毛藻との1対1の関係ができあがり，結果として生態学的に優位に立った*Strombidium* spp.が強い捕食圧で小型渦鞭毛藻個体群を食べ尽くすことに成功したものと考えられる。

このように，*H. circularisquama*のように小型の渦鞭毛藻の捕食者は多種類の生物が想定され，捕食者間の種間競合が密である。この捕食者間の種間競合の組み合わせ次第で*H. circularisquama*に対する捕食圧も大きく変わってくることがこの実験結果から推察される（神山, 1999)。一般的な室内実験が1種類の被捕食者と捕食者の1対1の関係を調べることが主であり，複数の捕食者の存在下で調べられたものはほとんど存在しない。こうした単純な系で調べられた室内実験結果から，複数の種が競合する現場の捕食圧を算定することは理論的に非常に難しいことが示唆される。従って，*H. circularisquama*の赤潮を終息させる原因についてはさらに多面的な検討が必要である。

摘　　要

英虞湾および広島湾におけるそれぞれ4ヵ年の現場調査から，*H. circularisquama*赤潮の発生環境および減少要因をまとめると以下のようになる。

1．本種の赤潮は基本的に高温・高塩分下で最も頻繁にかつ高密度に発生する。これは，本種の増殖生理特性とも一致する。特に大規模赤潮の発生には，暖冬，渇水，貧酸素の発達などの特殊要因が密接に関連している。

2．赤潮発生海域は海水の交換率が最も低い海域と完全に一致する。潮汐や吹送流など海水の物理的流動は本種の水平的・経時的発生に深く関与している。

3．水温と照度が低下している環境でも，珪藻類など他種植物プランクトンが減少する時期に，鉛直混合流に抗して表層に留まり，赤潮を形成することがある。

4．*H. circularisquama*の最大の栄養競合者は珪藻類であり，これらの個体群が一時的に減少して種間競合が低下した環境下で赤潮を形成する。また，最大の捕食者は繊毛虫や従属栄養性渦鞭毛藻*G. dominans*で，赤潮消滅期に高密度で出現していた。

第4章　中長期的な*Heterocapsa circularisquama*の出現状況と生理学的特性との関連

第3章において，*Heterocapsa circularisquama*の出現特性について現場調査を基に考察した。その結果，高温・高塩分，低海水交換率の他に，台風による鉛直混合，秋期の循環，渇水による高塩分化，冬期水温，貧酸素水塊の発達，海水の高N: P比，競合種としての珪藻の衰退などの特殊要因も密接に関連していることが明らかになった。こうした項目を整理し，短期的には，気象・海象，水温・塩分，栄養塩濃度といった項目から赤潮発生の時期や規模をある程度予察することが可能であることを提示した。

一方で，なぜ1980年代後半から*H. circularisquama*が突如出現し，その後も繰り返し赤潮が発生するのかといった点については，これら短期的な環境要因だけでは説明が困難である。すなわち，上述のような環境要因は，過去にも散発的に繰り返されてきたものであり，1980年代以前にも*H. circularisquama*赤潮の発生が見られても不思議ではない。

序章でも述べた通り，新奇な赤潮生物が突然出現するようになった背景の一つとして，少なくともこれらの生物が出現することを誘発するような何らかの環境変化が継続的に生じている可能性が考えられる。本邦における赤潮発生状況を見ると，赤潮発生件数がピーク時の三分の一まで減少し，横這い状況になった1980年代後半からそれまで漁業被害を引き起こしてきた*Chattonella*属による赤潮が激減し，*Karenia mikimotoi*を主体とした赤潮へと変化してきている。この時期から，*H. circularisquama*, *Karenia digitata* (=*Gymnodinium* sp. 伊万里型), *Karenia longicanalis* (*Gyrodinium* sp. 忠武型), *Chattonella verruculosa*のような新興赤潮生物が出現するようになった（山本，田中，1990; 馬場ら，1997; 宮本ら，2001; Yang *et al.*, 2001)。また，麻痺性貝毒の原因となる*Gymnodinium catenatum*や*Alexandrium tamiyavanichii*のブルームと貝類毒化，さらには*Gonyaulax polygramma*による大規模赤潮などが毎年のように報告されるようになったのも1990年代に入ってからである（小泉ら，1996; 馬場ら，1997; Takatani *et al.*, 1998; Hashimoto *et al.*, 2002)。このように，これまであまり知られていなかった渦鞭毛藻類が次々と出現するようになった背景には，何らかの海況や水質の大きな変化が生じていることを示すものである。本章では，*H. circularisquama*の出現を助長している中長期的な環境要因の変化を明らかにするため，主に冬期水温，溶存態有機リンおよび養殖業など人為的活動の影響について考察した。

第1節　冬期水温と*H. circularisquama*の分布

前章で現場海域における*H. circularisquama*の出現特性と環境要因について考察した結果，本種は高温・高塩分環境下で頻繁に赤潮を形成していることが明らかとなった。また，*H. circularisquama*の水平的な分布状況や出現特性から，水温が本種の分布を制限している一因と考えられる。そこで，近年の*H. circularisquama*の出現を助長している環境要因の一つとして，冬期水温の変化に注目し，以下に考察する。

材料および方法

*H. circularisquama*の水温に対する増殖応答を詳細に調べるため，培養株を用いた試験を行った。実験には1997年の広島湾からマイクロピペットを用いて分離した*H. circularisquama*のクローン培養株（HHR9701）を用いた。培養には珪酸塩とCu^{2+}を添加せず，微量元素としてSeを添加した改変f/2 medium（Guillard, 1975）を使用した。なお培養液の組成をTable 9に示す。1999年12月10日に広島湾大野瀬戸の表層からポリバケツを用いて採水された海水を，GF/Cフィルターを装着した本城式プランクトン濃縮器を用いて常圧ろ過し，直ちにポリカーボネイト製容器（ナルゲン社製）に収容して120℃で10分間，オートクレイブしたものを基本海水として用いた。この海水に各種栄養素を添加後，PYREX製の125mL三角フラスコに60mLずつ分注し，75℃に調温された乾熱滅菌器中で1時間加熱することにより制菌した。こうして調製された培養液に，じ培地で培養された*H. circularisquama*を初期密度50～100cells/mLになるよう接種した。フラスコのキャップは通気性を十分に確保するため，薄型シリコン製の栓を装着した。試験水温は10～37.5℃の範囲で基本的に2.5℃刻みで設定した。22℃で培養されていた元培養株をそれぞれの水温に最大10日かけて段階的に移して馴致させた後，さらに2～3週間以上予備培養を行い，対数増殖後期の細胞をそれぞれの培養液に接種した。なお，11.2℃および37.5℃では予備培養で増殖が確認されなかったことから，それぞれ12.5℃および35℃で培養された細胞を接種して増殖の有無を調べた。培養条件はいずれも塩分30psu，150 μmol photons/m^2/s, 12hL:12hD明暗周期で行った。細胞密度の計数のために培養液の一部を1～2日おきに組織培養用のマイクロプレートに分取し，最終濃度0.5%になるようグルタールアルデヒドを添加し，細胞が培養器底部に沈殿したのを確認してから顕微鏡で細胞数を計数した。計数は6回行い，平均値をその時点の細胞密度とした。増殖

速度は対数増殖期にあたる細胞密度100～3,000 cells/mLの範囲で最小自乗法により直線回帰式を求めることにより算出した。実験はそれぞれの温度で3～5区設け，平均値と標準偏差を算出した。

H. circularisquama 以外の鞭毛藻の増殖特性については，既報の文献（竹内，1994; Nakamura and Watanabe, 1983; 渡辺，中村，1984; 山口，1994）から整理した。*Akashiwo sanguinea* については水温に対する増殖応答を調べた文献が見あたらなかったため，*H. circularisquama* の培養に準じて同様の水温試験を行ってデータを得た。なお，本種はガラス容器での増殖が良くないため，試験には125mL容のポリカーボネイト製三角フラスコを用いた。

また，本邦沿岸における水温の暦年推移については，水産庁と都道府県水産試験場とが共同で行っている浅海定線調査から得られたデータ（過去20年間）やJODCのデータベースを使用した。なお，播磨灘と広島湾における本調査結果については，兵庫県立水産試験場と広島県水産試験場が1972年以降行っている浅海定線調査結果（全20定点）の平均値を提供して頂いた。

結果および考察

H. circularisquama の水温に対する増殖応答を調べた結果をFig. 44に示す。本種は水温12.5～35℃の範囲で増殖が可能であった。しかしながら，10～11.2℃および37.5℃では全く増殖が確認されなかった。これらの温度帯では実験開始直後から一時性シスト状になり，その後徐々に溶藻してほとんどが死滅した。また，12.5℃および35℃では増殖は確認されるものの，他の温度区よりも増殖速度は著しく低く，しかも培養液の色調も正常なものが茶褐色を呈するのに対し，緑黄色に近い色調を呈していたことから，かなりの温度ストレスを受けていることが示唆された。増殖のピークは27.5～32.5℃の範囲で認められ，最大増殖速度は32.5℃で1.84 divisions/dayに達した。最大増殖速度を与える水温より高温側では増殖が急激に低下することから，浮遊性の植物プランクトンで普遍的に観察される水温応答（アレニウス型の増殖曲線）を示すことが示唆された。

Yamaguchi *et al.*（1997）は，英虞湾から分離された *H. circularisquama* のクローン培養株を用いて，水温・塩分に対する増殖応答について調べている。その結果，本種は水温30℃，塩分30psuという高温・高塩分条件下で最も活発に増殖し，それより低温かつ低塩分条件になると増殖が著しく低下することを報告している。水温に対する増殖応答は今回の結果とほぼ同じであった。ただし，Yamaguchi *et al.*（1997）は最大増殖速度は30℃で得られ，その速度は1.3 divisions/dayと報告しているが，今回の30℃試験区では1.8 divisions/dayにも達していた。特に低温側の増殖応答には大きな違いが認められた。Yamaguchi *et al.*

Table 9. Composition of the the modified f/2 medium used for the growth experiments of *Heterocapsa circularisquama*

Chemicals	Concentration
KNO_3	85mg
KH_2PO_4-$2H_2O$	7.8mg
EDTA	11.2mg
Fe-EDTA	0.84mg
Mn-EDTA	6.9mg
$CoCl_2$-$6H_2O$	0.24mg
H_2SeO_3	17.3 μg
$ZnCl_2$	0.108mg
H_3BO_3	12.4mg
Thiamine-HCl	0.5 μg
Nicotinic acid	2.5 μg
Ca-Pantothenate	2.5 μg
p-Aminobenzoic acid	0.25 μg
Biotine	0.025 μg
Inositol	125 μg
Thymine	75 μg
Vitamin B_{12}	0.025 μg
Folic acid	0.05 μg
Autoclaved seawater	1000mL

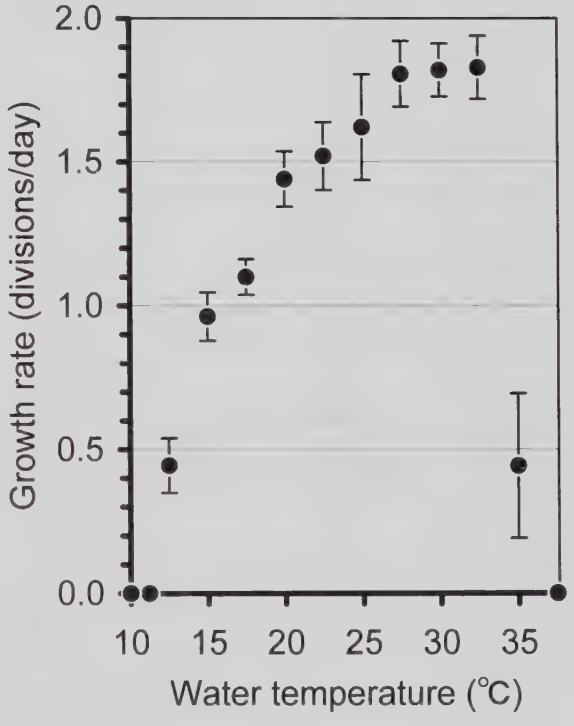


Fig. 44. Effect of water temperature on the growth of *Heterocapsa circularisquama* (30psu, 150 μmol photons/m^2/s, 12hL:12hD).

(1997) は15℃では0.2 divisions/day前後の増殖速度であると報告しているが，今回は1.0 division/dayの値が得られるなど，明らかに値が高かった。これは実験に用いた株が異なることと，前者の実験が構造的にガス交換性の低い小型のチューブ（φ13×150mm）を用いて行われていることなどに起因すると推察される (Yamaguchi *et al.*, 1997)。いずれにしても，*H. circularisquama* の増殖は27.5～32.5℃という高温領域で観察されることは一致している。これらの結果は，第3章で述べたように，英虞湾や広島湾において*H. circularisquama* が高温・高塩分環境下で頻繁に発生するという結果と一致する。

一般的に渦鞭毛藻の最大増殖速度は1.0 division/dayを越えないと言われていることから（例えばBrand and Guillard, 1981），*H. circularisquama* は渦鞭毛藻の中でも際だって増殖速度が速い種に含まれると考えられる。本種が夏期の高水温時に短期間で赤潮を形成できる背景には，この高い増殖速度が貢献しているものと考えられる。一方で，*H. circularisquama* は水温12.5℃が増殖の下限であり，10℃では全く増殖することができなかった。12.5℃で十分に馴致された細胞を11.2℃に移しても増殖が完全に停止することから，本種の増殖下限は11.2～12.5℃の狭い範囲にあると考えられる（塩分30psuの場合）。第3章で示した広島湾における観測結果でも本種の出現下限は11.2～12.6℃であったことから，現場および室内培養の両面から増殖下限水温が11～12℃の範囲にあることが明らかとなった。

Fig. 45に，西日本沿岸で頻繁に赤潮を形成する鞭毛藻5種（*Chattonella antiqua, Karenia mikimotoi, Heterosigma akashiwo, Akashiwo sanguinea, Alexandrium catenella*）と*H. circularisquama* の水温に対する増殖応答を示した。なお，塩分はいずれも30psu前後における値を用いた。図から，ほとんどの鞭毛藻が20～25℃の範囲で最も活発に増殖し，30℃においては急激に増殖速度が低下することが分かる。これらの鞭毛藻が頻繁に赤潮を形成する西日本海域の夏期水温は20～29℃の範囲にあり，至適増殖水温と出現期の水温がよく一致している。また，*H. akashiwo, K.*

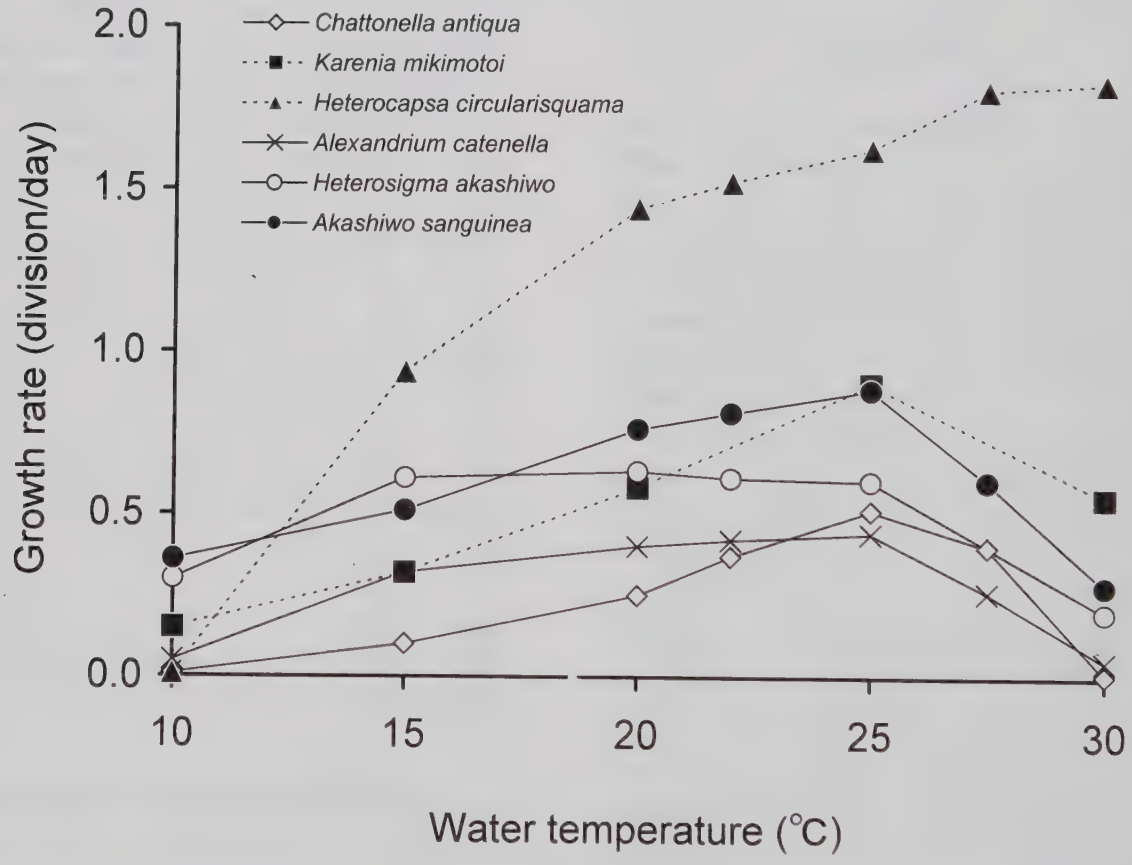


Fig. 45. The effect of water temperature on the growth of six representative harmful phytoflagellates in western Japan. *Alexandrium catenella* (from Takeuchi 1992), *Karenia mikimotoi* (from Yamaguchi 1994), *Heterosigma akashiwo* and *Chattonella antiqua* (Nakamura and Watanabe 1983; Watanabe and Nakamura 1984), *Heterocapsa circularisquama* and *Akashiwo sanguinea* (in this study). The salinity of data sets are employed are at 30psu in all literature.

mikimotoi, *A. sanguinea*のように，10℃という西日本海域の平均的な冬期水温においても，低い速度ながら増殖する鞭毛藻もある。10℃で増殖が認められない*C. antiqua*や*A. catenella*は，10℃前後の低温でも耐久性を示すシストを形成することが知られているので（今井, 1990; 竹内, 1994），これらも10℃においては生残が可能である。鞭毛藻と並び沿岸域の代表的な植物プランクトンである珪藻類の多くも，10～25℃という温度範囲で高い増殖速度を示すが，30℃になると急激に低下する（山口, 1994）。

Fig. 46に英虞湾と広島湾の過去10年間の月別の平均水温を示す。黒潮の影響を強く受ける英虞湾では冬期の最低水温が12℃で，最高水温は27～28℃である。一方，広島湾では最低水温は10～11℃前後で，最高水温は25℃である。*H. circularisquama*を除く鞭毛藻では西日本海域で観測される夏期水温範囲と至適増殖温度領域がほぼ一致しているが（岩崎, 1973），*H. circularisquama*は本邦沿岸ではほとんど観測されない32.5℃という高水温条件で最も活発に増殖し，逆に冬期の最低水温である9～12℃といった水温領域ではほとんど増殖できないことが分かる。こうした水温に対する増殖応答は，これまで西日本海域で知られている赤潮鞭毛藻とはかなり異なっていると言える。

このように，*H. circularisquama*は西日本沿岸で赤潮を形成する他の鞭毛藻の増殖特性とは大きく異なり，現場海域で観測される水温より5℃近く高い水温に適応した種であると判断される。生物の水温に対する増殖特性は，長い年月をかけて生息環境に適応した結果として獲得した性質である。このことから，*H. circularisquama*は日本沿岸に土着の種ではなく，本来はより南方の海域（熱帯・亜熱帯）に生息している種類ではないかと推定される。熱帯産の代表的な渦鞭毛藻である*Pyrodinium bahamense*の増殖至適水温が27～30℃であるという報告（Usup *et al.*, 1994; Usup and Azanza, 1998）は，こうした仮説を支持している。

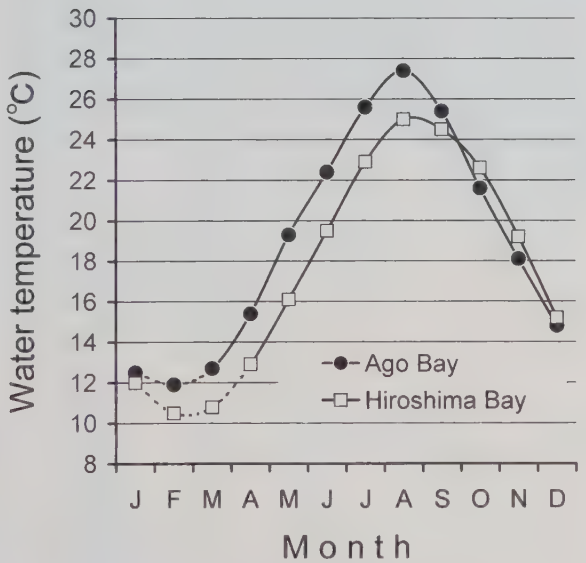


Fig. 46. Monthly changes of mean water temperature (from 1989 to 1999) in Ago Bay and Hiroshima Bay. The dotted line periods are regarded as critical levels for the growth of *Heterocapsa circularisquama* vegetative cells.

西日本沿岸は地理的には温帯域に属するが，黒潮や対馬海流といった暖流が卓越し，その影響が沿岸部にまで達しているため，こうした海域は亜熱帯と温帯の境界領域にあたると言える。特に夏期は太平洋高気圧に覆われて著しく高温多湿なため，熱帯・亜熱帯の生物が生息するのに十分な環境が整う。こうした海域では，冬期の低水温が熱帯・亜熱帯生物の侵入・定着を制限する最大の要因で，時々繰り返される気象や海象変動の結果次第では，一時的な定着に成功することもある。もし*H. circularisquama*が熱帯から亜熱帯に生息する渦鞭毛藻だとした場合，温帯域に属する西日本沿岸に分布を拡大するためには，冬期の水温が制限因子となるはずである。

Fig. 47にJODCのデータベースより冬期（1月）の平均水温の分布と*H. circularisquama*の出現海域を示す。図を見ても分かる通り，*H. circularisquama*の出現海域は冬期水温がおよそ10℃以上の海域に相当している。10℃において，*H. circularisquama*は全く増殖できないことを考慮すると，本種の分布を制限している最大の要因として冬期水温が10℃を下回るかどうかが密接に関連していると推察される。一方で，小浜湾や舞鶴湾などの若狭湾沿岸，あるいは広島湾や周防灘沿岸のように時折冬期の最低水温が10℃を下回る海域でも近年赤潮の発生が見られている。このことから，西日本海域では*H. circularisquama*が出現するようになった1980年代後半から冬期水温が上昇しているのではないかと考えられた。

過去10年間の瀬戸内海東部の播磨灘および瀬戸内海西部の広島湾における2月の水温と，全国の*H. circularisquama*赤潮の発生件数をFig. 48に示す。播磨灘の2月の水温は，1972～1987年までの平均が9.6℃であったが，1988年以降は常に平年より1～2℃程度高い状態が続いている。広島湾も同様な傾向であった。瀬戸内海は地理的に西日本海域の中心部に位置し，黒潮や対馬海流などの影響を直接受け難いため，この水温の傾向は，西日本全体の傾向を代表していると考えられる。実際に有明海などの他の海域においても，1980年代後半から冬期水温が著しく上昇していることが明

らかになっている（山本，私信）。これは，1988年以降毎年のように続いている暖冬の影響を受けているためだと考えられる。これを裏付けるように，海流の影響を全く受けない琵琶湖の冬期水温も同じ時期からの上昇していることが報告されている（遠藤ら，1999）。*H. circularisquama*の赤潮はこうした水温の上昇が観測されるようになった1988年以降から出現が見られるようになった。このことから，西日本海域における冬期水温の上昇が，低温に弱く温帯域での越冬能力が低いと考えられる*H. circularisquama*の出現を助長している一因ではないかと推定される。1995～1996年の冬期は大寒波が来襲し，一時的に冬期水温が例年より低い年であったが，この翌年の*H. circularisquama*の赤潮出現が2件と少なかったこともこの説を支持している。

Honjo *et al.*（1991）は三重県の五ヶ所湾における渦鞭毛藻*Karenia mikimotoi*の出現特性と冬期水温との関連を6年間に亘って調査し，冬期水温が夏期の赤潮発生時期と密接に関連していることを明らかにした。すなわち，冬期の水温が高いと*K. mikimotoi*の初期出現が早く，逆に低いと赤潮発生時期が遅れる。これは，耐久性のシストを形成せず，栄養細胞の状態で越冬する*K. mikimotoi*にとって，冬期水温の高低が翌年の赤潮のシーズとなる越冬個体群の密度に大きく影響していることを意味している。*H. circularisquama*も現段階では耐久性のシストを形成せず，冬期水温である10℃近くになると増殖を停止したり，鎧板などを脱ぎ捨て球形化する一時性シスト（temporary cyst）の状態に陥る。しかし，低温状態が長く続くとこれらの細胞は死滅してしまうことを室内実験で確認している（内田，松山，未発表）。従って，1988年以降西日本海域で*K. mikimotoi*の赤潮が増加し，それと同時に*H. circularisquama*の赤潮も頻繁に観察されるようになった背景には，この冬期水温の上昇が関与していると考えられる。この他にも，熱帯や亜熱帯に多く分布する渦鞭毛藻*Prorocentrum sigmoides*や*Gonyaulax polygramma*などの赤潮が頻発したり（小泉ら，1996; 上田ら，1998），*H. circularisquama*同様，10～12℃といった低水温での増殖が著しく低い渦鞭毛藻

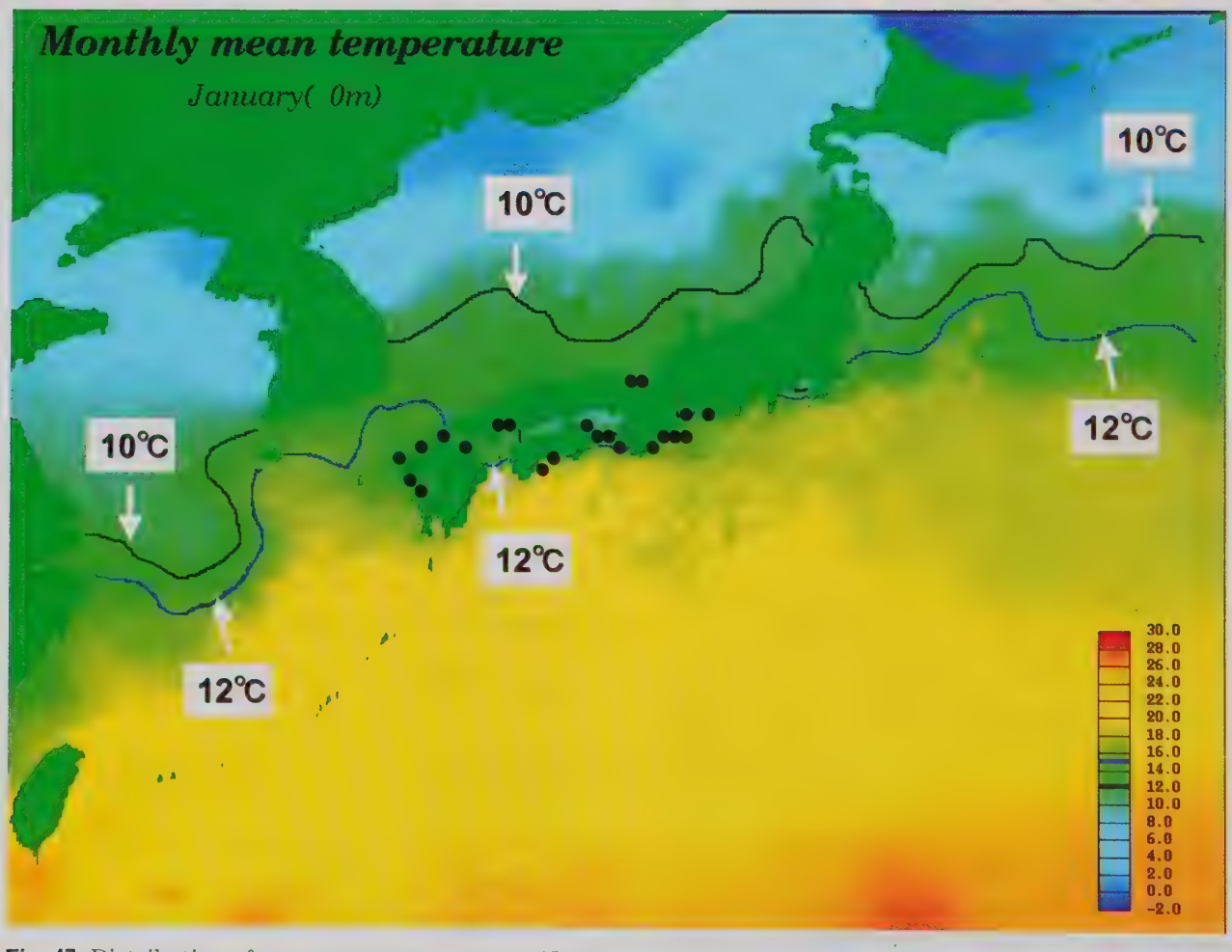


Fig. 47. Distribution of mean water temperature (January) around Japan. Data sets were obtained from JODC.

Gymnodinium catenatum の出現規模が西日本で増大していることも報告されている（小谷, 坂本, 1998）。

さらに，1980年代後半からの日本沿岸における暖海性の新興生物の出現や分布域の拡大は，鞭毛藻に限らず，他の海洋生物についても広く報告されるようになった。最も代表的なのは東南アジア原産のミドリイガイ *Perna* 属の侵入であろう。ミドリイガイは1960年代頃から黒潮の影響が強い太平洋岸に漂着する流木に付着した状態などで発見されたり（梶原, 1984），兵庫県の相生港で突然出現したりする事例（杉谷, 1969）が散発的に報告されていたが，越冬が困難なため本邦沿岸で増殖することはなかった（梶原, 1984）。ところが，1980年代後半から，東京湾，伊勢湾，大阪湾など大都市海域の周辺で本種が多量に出現し，場所によって生息域を拡大していることが明らかとなった（羽生, 関口, 2000）。こうした大都市周辺の港湾は元々外国船の入港頻度が高いため，常にミドリイガイが侵入し易い環境にあったと思われるが，近年の暖冬傾向に併せ，都市の温排水やヒートアイランド現象なども影響して熱帯産のミドリイガイの定着を促しているものと考えられる（梅森, 堀越, 1991; 羽生, 関口, 2000）。冬期水温の上昇は西日本海域に限らず，東北・北海道海域でも観察されており，三陸沖で漁獲される魚種が大幅に変化したり（児玉ら, 1995; 為石, 高橋, 2000），磯焼けの拡大（吾妻, 1995），イワガキの北海道西岸への分布拡大（濱口, 2000），下痢性貝毒の原因となる *Dinophysis* 属発生の早期化（星合, 2000）などの事例が観察されている。

夏期水温，エルニーニョ現象

近年地球規模の環境変動と生物との影響に関する知見が数多く報告されるようになった。日本近海の冬期水温を上昇させている一つにエルニーニョ現象が指摘されている。一般的にエルニーニョ現象が発生すると日本付近では冷夏・暖冬傾向になると言われていることから，1980年代半ばから頻繁に発生するエルニーニョも冬期水温上昇の一要因であろう。Hallegraeff (1993) もフィリピンにおける渦鞭毛藻 *P. bahamense* のブルームとエルニーニョ現象との関連を指摘している。香港における近年の赤潮発生もエルニーニョとの関連性が高いという（Yin *et al.*, 1999）。

このように，冬期水温の上昇とともに，熱帯・亜熱帯の生物が西日本沿岸で増殖したり，生物相が変化してきていることは間違いない。近年の本邦沿岸における *H. circularisquama* の出現は，ここ10年間に亘って暖冬傾向が続く本邦沿岸の海洋生物相が変化していることを示す代表的な例だと言えよう。

第2節　溶存態リンの変化と有機態リンの利用能

前章の現場における *Heterocapsa circularisquama* 赤潮発生時の水質特性として，無機態リン濃度がきわ

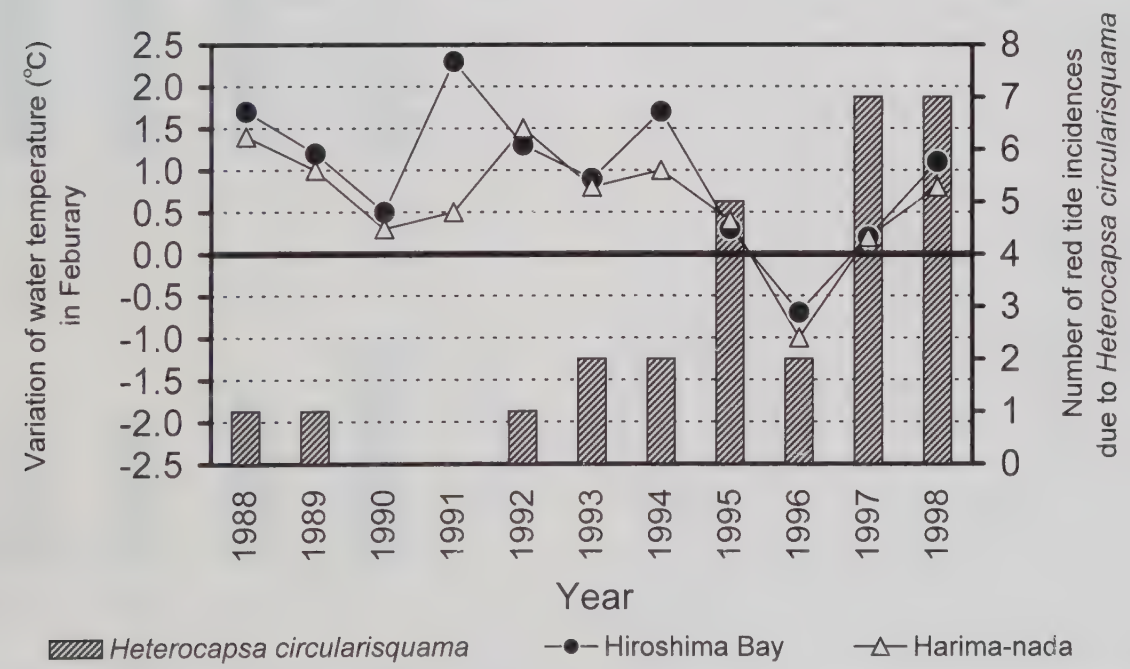


Fig. 48. Relationships between minimum water temperature (mean of February) and the occurrences of *Heterocapsa circularisquama* in Japan

めて低く，他種生物の密度が著しく低い時期に赤潮を形成している点があげられる。これは，*H. circularisquama*が英虞湾，五ヶ所湾，楠浦湾，伊万里湾など，外洋に面し，流入河川の少ない貧栄養な海域で赤潮が頻発することとも密接に関連していると思われる。海域で優占する代表的な植物プランクトンである珪藻類と比較すると，渦鞭毛藻の多くは貧栄養的な環境に適応できる性質を有していると考えられている（飯塚，1976; Margalef *et al.*, 1979; Smayda and Reynolds, 2001）。

Honjo（1994a）は本邦の代表的な閉鎖性海域である瀬戸内海における栄養塩の推移状況について取りまとめている。それによると，無機態の窒素やリンの実際の海域における濃度は，沿岸域の開発や人口増加が最も激しかった1970年代の半ばが最も高く，それ以降減少を続け，現在は漸減もしくは横這い状態にある。この傾向は赤潮発生件数の推移ともよく一致しており，陸域から負荷される栄養塩類の減少とそれに伴う沿岸域の水質改善が赤潮の発生件数を低下させた最大の要因であることが伺える（第1章参照）。

本邦の沿岸・内湾域で，1970年代以降に取り組まれてきた富栄養化対策の一つとして，リンの排出規制があげられる。これは貧栄養な湖沼における植物プランクトンの研究において，リンが増殖の律速要因になっているという研究結果（例えばSchindler, 1977）から派生した取り組みであった。すなわち，富栄養化の最大の原因として陸域からのリンの負荷が問題視された訳である。この時期，霞ヶ浦や琵琶湖ではアオコが，また瀬戸内海などの内湾域では*Chattonella*属を主体とする赤潮が頻発しており，工場や家庭から負荷されるリンが富栄養化をもたらしているとして社会問題化した。このため，無リン洗剤の普及に象徴されるように，リンの排出規制が積極的に実施された（Fig. 49）。この結果，瀬戸内海における1989年の陸域から海域に対するリンの負荷量は44t/日であり，1979年の66t/日に比べると三分の二に減少している。しかしながら，リン同様に多量元素の一つである窒素については1989年の711t/日が1989年でも700t/日とほとんど変化していない（Fig. 50）。赤潮の発生件数を低下させた主な水質要因は，陸域からのリンの負荷量の減少であるものの，もう一つの要因である窒素についてはほとんど改善されていないことが分かる。

このことは，近年陸域の影響を受けやすい沿岸や内湾域における窒素とリンの比率（N: P比）が高くなり，赤潮の時など内部生産が非常に高まるような状況では，窒素に比べリンが相対的に欠乏しやすい環境状況が出現している可能性を示すものである。実際に陸域の影響の大きい大阪湾（城，1991; 矢持，1993）や広島湾（山本ら，2002）における観測でも，周年海水中のN: P比が近年上昇していることが明らかにされている。海域において相対的にリンの割合が少なくなれば，生物相もよりリン制限環境に適応した生物が優占してくる可能性が高い（Stockner and Shortreed, 1988; Takamura *et al.*, 1992; 山本ら，1999）。そこで，*H. circularisquama*のリン制限環境下での適応性について検討し，赤潮発生や種遷移について考察する。

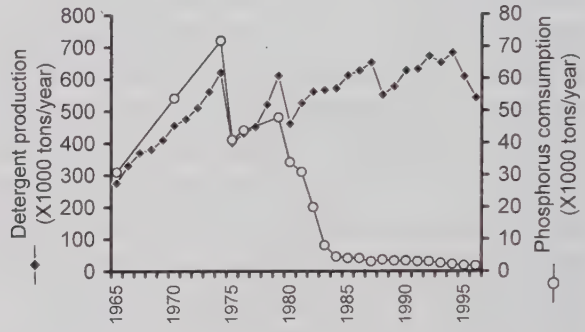


Fig. 49. Changes in the detergent production and phosphorus consumption in Japan (Environment Agency 1999)

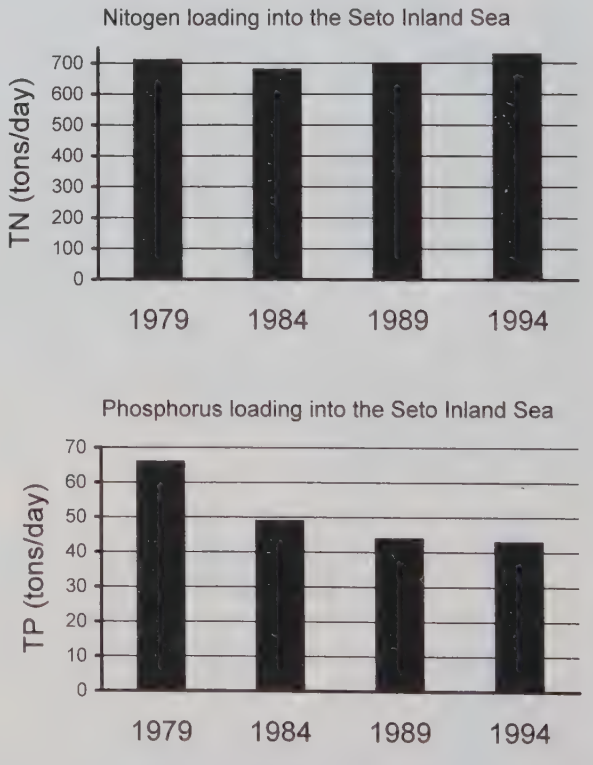


Fig. 50. Changes in estimated total nitrogen (upper) and phosphorus (lower) loading into the Seto Inland Sea from 1979 to 1994 (Environment Agency 1999)

第1項　*H. circularisquama*赤潮発生時の栄養塩環境

*H. circularisquama*赤潮発生時の栄養塩環境，特に溶存態無機・有機リンの動態について，1995年の英虞湾と広島湾における赤潮発生中に現場調査を実施した。なおいずれの海域でも1995年の赤潮は中規模程度であったが，普段優占している珪藻類など*H. circularisquama*以外の種類があまり混在しない「単独赤潮」状態であった。こうした環境は渦鞭毛藻の種遷移機構と水質との関係を考えるうえで参考になるので重点的に調査を行った。

材料および方法

英虞湾の場合，Fig. 7に示したStn. 1～4で，*H. circularisquama*赤潮が発生している1995年7月27日に，分布中心層である5mと7mの海水を採水して室内に持ち帰り，この海水に含まれる*H. circularisquama*の細胞密度を計数した。広島湾の場合，Fig. 24に示した大野瀬戸に位置するStn. 1で，*H. circularisquama*赤潮が発生している1995年11月16日，20日および12月1日に表層海水を採水して直ちに室内に持ち帰り，この海水に含まれる*H. circularisquama*の細胞密度を計数した。

栄養塩測定用の試水は採水したその場で0.45μmのシリンジフィルター（東洋ろ紙社製）を用いてろ過後，冷却剤の入ったクーラーボックスに収容して実験室に持ち帰り，分析まで－20℃以下で凍結保存した。栄養塩類（溶存態無機窒素塩: DIN，溶存態無機リン酸塩: DIP，溶存態無機珪酸塩: DSi）の測定は，Strickland and Parsons（1972）の方法に準じ，自動分析装置（TrAAcs 800; ブランルーベ社製）を用いて測定した。英虞湾海水中の溶存態有機リン（以下DOPと称す）の値はMenzel and Corwin（1965）の方法に準じて求めた全溶存態リン（TDP）から無機リン酸（DIP）の値を差し引くことによって求めた。

栄養塩の利用特性等については既報の文献から整理した。

結　　果

1995年の英虞湾における栄養塩環境

Fig. 51に調査結果を示す。1995年の英虞湾は*H. circularisquama*赤潮の中規模発生年であったが，Stn. 1付近では最高5,000 cells/mLまで増殖するなど比較的高水準で推移していた。1995年は台風が通過することもなく連日晴天が続いたため，中・表層ではDIN，DIPのいずれも低水準で推移していた。DINが1.6～2.3μM，DIPが0.003～0.37μM，DSiが8.1～32.8μMの範囲にあった。珪藻類が少なかったためDSiは高い濃度で存在していたが，DINとDIPの濃度は低かった。特にDIPの濃度はきわめて低く推移しており，Stn. 4の5m層を除くとDIN: DIP比が31～744と高くなっていた。

同時に測定された溶存有機態窒素（DON）および溶存有機態リン（DOP）の分析結果をFig. 51に示す。いずれの定点においても，DONはDINの3～5倍前後存在していた。また，DOPも，Stn. 1では溶存態リンのほとんどすべてがDOPとして存在しており，Stn. 4では，3mではDIPの8倍，5mでは1.4倍存在していた。このことから，1995年の*H. circularisquama*赤潮発生時は，無機態の窒素やリンがきわめて少なく，ほとんどがDONやDOPの形態で存在していた水質環境下で発生していたことになる。DOPは*H. circularisquama*の細胞密度が高い水深では低く，逆に細胞密度が低い水深では高いなど負の関係が認められた。特にDOPは，Stn. 1で*H. circularisquama*が高密度で分布していた水深ではその直上層の値の約1/3の値を示していた。

1995年の広島湾における栄養塩環境

赤潮期間中，Stn. 1の海水試料中の栄養塩濃度を測定した結果をTable 10に示す。DINが7.8～12.1μM，DIPが0.09～0.14μM，DSiが14.3～17.1μMの範囲にあり，赤潮期間中大きな変動は見られなかった。DINの濃度に比較してDIPの濃度が極めて低く，DIN: DIP比が68～121と高くなっていた。DONとDOP分析は実施していないが，いずれにしても，本種の赤潮はDIPの濃度が低い状態であったにも拘わらず，継続的に発生していた。

考　　察

英虞湾で*H. circularisquama*が単独で赤潮を形成している時の栄養塩濃度は，DSiが高く，DIPがほとんど枯渇状態であった。これは*H. circularisquama*の増殖によってDIPが消費され，逆にDSiは利用されずに残存していることを示している。1995年の広島湾における*H. circularisquama*の赤潮期間中においても，DINは10μM前後存在しており，比較的高い値であった。しかし，DIPの濃度はDINに比較すると極端に少なく，DIN: DIP比は68を越えていた。DSiも14μM前後と比較的高かった。このように，1995年の英虞湾や広島湾のように，*H. circularisquama*がほぼ単独で赤潮を形成し，珪藻類など他の植物プランクトン相が貧弱な時の栄養塩濃度は，DIN: DIP比が異常に高く，しかも赤

潮最盛期にはDIPが枯渇状態になるまで消費されていることが分かった。このことから，*H. circularisquama* はDIPの濃度が極めて低い環境下でも継続的に赤潮を形成する能力が高いことが伺える。

ある植物プランクトンが増殖に必要とする窒素やリンの濃度は，最小細胞内含量（minimum cell quota=Q）で表記できる。また，低濃度の栄養塩濃度に対する親和性を評価するのには，増殖速度の半飽和定数（Ks）で表記される。山口（1996）は*H. circularisquama*について培養株を用いてDINとDIPについてQとKsを調べており，その結果，本種がこれまで調べられた日本沿岸域で発生する渦鞭毛藻の中で，最も低いQとKsを有していることを明らかにしている。このことは，*H. circularisquama*が他種植物プランクトンと比較して，栄養塩濃度の低い環境に適応する能力が高いことを示すものである。

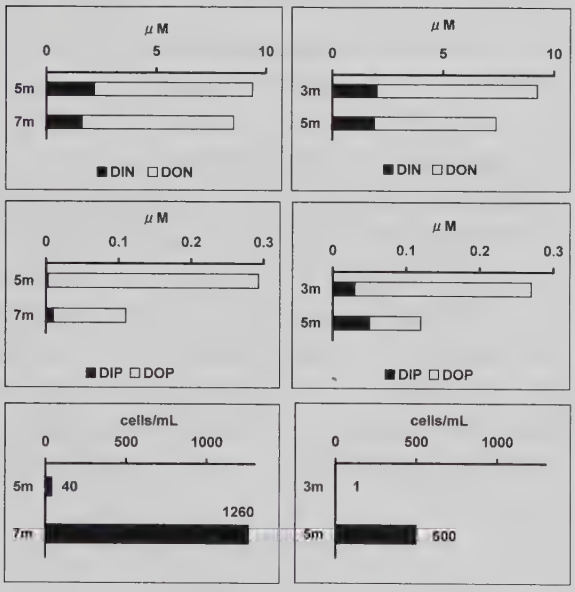


Fig. 51. Concentration and form composition of dissolved nitrogen (upper), dissolved phosphorus (middle), and cell density of *Heterocapsa circularisquama* (lower) in Tategami Inlet (Left: Station 1, Right: Station 4), Ago Bay, 1995

水域のDIN: DIP比（あるいはN: P比）が現場の植物プランクトンの組成や遷移に大きな影響を及ぼすことが近年指摘されている（Takamura *et al.*, 1992; Smayda, 1990; 城, 1991; 山本ら, 1999; 吉田, 2000; Oh *et al.*, 2002）。上記のようにDIN: DIP比が高い状態が継続的に続くと，植物プランクトン相が*H. circularisquama*などリン制限環境に適した性質を有する種に占められてくる。一方，第3章第2項で述べたように，1997～1998年の広島湾における*H. circularisquama*赤潮発生期はDIN: DIP比がRedfield比と同じかやや低い状態であったが，こうした環境下では*H. circularisquama*以外の植物プランクトンも多く混在しており，結果的に赤潮の規模が小さかったり短期間で終息する傾向が伺えた。*H. circularisquama*が本邦沿岸で継続的に繁茂するためには，競合する植物プランクトン相が貧弱になるリン制限環境の出現が重要な役割を果たしている可能性が考えられる。

また，英虞湾における調査において，*H. circularisquama*の細胞密度が高い水深でDOPの濃度だけが明らかに低い傾向が伺われた。このことは，*H. circularisquama*が，DIPが枯渇した環境下でDOPもリン源として利用している可能性を示唆するものである。培養試験によれば，*H. circularisquama*は種々の有機態リンをリン源として利用できることから（Yamaguchi *et al.*, 2001），現場海域のDOPもリン源として利用している可能性がある。このことについては次項で検討する。

第2項 *H. circularisquama*のアルカリフォスファターゼ活性

前項で*H. circularisquama*がリン制限環境に適応できる能力を有し，しかもそうした環境下において，ほぼ単独で優占する能力があること，また，DOPをリン源として利用できる可能性について考察した。DIPが枯渇した環境下で他種植物プランクトンが衰退して植物プランクトン相が貧弱になる中，増殖に必要なリン源として，元来海域に豊富に存在するDOPを利用できると，生態学的に優位に立つことが可能である。藻類がDOPをリ

Table 10. Concentrations of DIN, DIP, DSi (μM) and *Heterocapsa circularisquama* cell density (HC; cells/mL) at Station 1, in Hiroshima Bay, 1995

Date	Depth (m)	DIN	DIP	DSi	DIN:DIP	DSi:DIP	HC (cells/mL)
16 November	0	11.4	0.09	14.8	121	157	1,613
20 November	0	9.8	0.13	17.1	75	131	1,579
20 November	2	8.3	0.11	16.7	76	153	1,057
20 November	5	7.8	0.11	16.6	68	146	1,377
1 December	0	12.1	0.14	14.3	87	102	725

ン源として利用するためには，有機エステルを切断して無機リン酸を遊離させる酵素フォスファターゼが必要である。本項では，*H. circularisquama*を対象とし，種々のフォスファターゼのうち，プランクトンの細胞表層に局在し，環境水中の有機リンの利用に関与していると言われるアルカリホスファターゼ（Alkaline Phosphatase, 以後AP）の有無について検討した。

材料および方法

アルカリフォスファターゼの検出は，パラニトロフェノールリン酸塩（以後pNPP，和光純薬)を基質として用いて行った（Kuenzler and Perras, 1965)。本酵素によりpNPPが加水分解すると，黄色に発色するパラニトロフェノール（以後pNP）が生成する。この加水分解物であるパラニトロフェノールの量を，分光光度計（UVIDEC-340; 日本分光社製）を用い，410nmの吸光度を計測することにより定量した。なお*in vivo*リン制限条件下でのプランクトンDOP利用能試験結果を基に，pNPPはAPとの親和性が低く基質としては適当ではないと指摘する研究者も一部に存在する（例えばYamaguchi *et al.*, 2001)。これはAPのpNPPに対する親和性が基本的に低濃度側（25 μM以下）で低いことに由来するものであり，一定濃度以上での試験結果は親和性の高いと言われる蛍光基質「メチルウンベリウムリン酸塩」とpNPPとの間に有意な差は認められない（Hernández and Whitton, 1996)。今回の試験は基質の違いによる過小評価を招かないよう，Hernández and Whitton（1996）の指摘に従い，pNPPの濃度は親和性に有意差が見られない高濃度条件下（125 μM以上）で実施した。検量線は分解産物であるパラニトロフェノール（和光純薬）の標品を既知の濃度になるように滅菌ろ過海水で希釈して作成した。なお，パラニトロフェノールの結晶は純水に対する溶解度が低いため，予め少量のエタノール溶液で結晶を溶解した後希釈した。

まず*H. circularisquama*を含む各種植物プランクトンのAP活性を調べるため，予めリン制限培地（N＝2000 μM，P＝10 μM，N: P＝200）で無菌培養された*H. circularisquama*（英虞湾産，HA9401）およびその他の植物プランクトン(*Stephanopyxis palmeriana, Skeletonema costatum, Licmophore* sp., *Scrippsiella trochoidea, Prorocentrum dentatum, Akashiwo sanguinea*）の培養液5 mLを滅菌された遠沈管に分取し，これにpNPPを最終濃度500 μM，制菌のため抗生物質であるペニシリン－ストレプトマイシン混液を最終濃度50mg/Lになるように添加し，22℃でおよそ1～2時間培養した。培養後，遠心分離（3,000rpm, 5 min ×3回: 以後遠沈と表記する）によって得られた上清の吸光度の変化からAPの活性を算出した。

*H. circularisquama*のAP活性の物理化学的性状を調べるため，次のような実験区を設けた。まず，リン制限培地で増殖が停止するまで培養を行った*H. circularisquama*の細胞，その遠沈上清，遠沈ペレットの超音波破砕物（滅菌海水で3回洗浄)，および遠沈上清を限外ろ過膜（モルカット，分子量3,000; ミリポアー社製）で処理した試料についてAPの測定を行った。さらに，上清中に移行した*H. circularisquama*のAPの特性を調べるため，温度，反応生成物であるオルトリン酸濃度，および阻害剤であるEDTAを適宜添加し，活性の変化を調べた。

いずれの試験もブランク値を差し引くため，それぞれの試料にpNPPを添加せずに培養したものも用意し，吸光度の測定を実施した。

結　　果

Fig. 52に*H. circularisquama*を含む各種植物プランクトンのAP測定の結果を示した。実験に供した8種の植物プランクトンのうち，6種類に明らかにAP活性が認められた。*H. circularisquama*の単位細胞あたりのAP活性は，*S. trochoidea*よりやや低かったが，その他の植物プランクトンに比較してかなり高かった。このことから，本種は明らかにAPを有し，しかもその細胞あたりの活性は高いことが判明した。*Skeletonema costatum*, *Prorocentrum dentatum*にはほとんどAP活性が認められなかった。

Fig. 53のAとBに物理・化学的処理を施した時の*H. circularisquama*のAP活性変化について調べた結果を示す。*H. circularisquama*の細胞が存在した状態（*in vivo*）で測定されたAP活性と，同じ細胞密度から遠心分離により調製された上清（*in vitro*）の活性はほとんど同じであった。また，遠沈細胞を数回，滅菌海水で洗浄した後の超音波破砕物には，AP活性はほとんど認められなかった。このことから，*H. circularisquama*のAP活性のほとんどは，細胞表層に局在し，遠沈などによりそのほとんどが上清中に容易に放出されるものと考えらる。

粗酵素液を用いて，本酵素の特性について検討した結果をFig. 53のCとDに示す。オルトリン酸の添加効果を調べたところ，リン酸の濃度が増加するにつれ，活性の低下が認められた。ただ，100 μMでも無添加区の90%以上の活性を示していた。また，500 μM以上の濃度のEDTAにより顕著に阻害された。

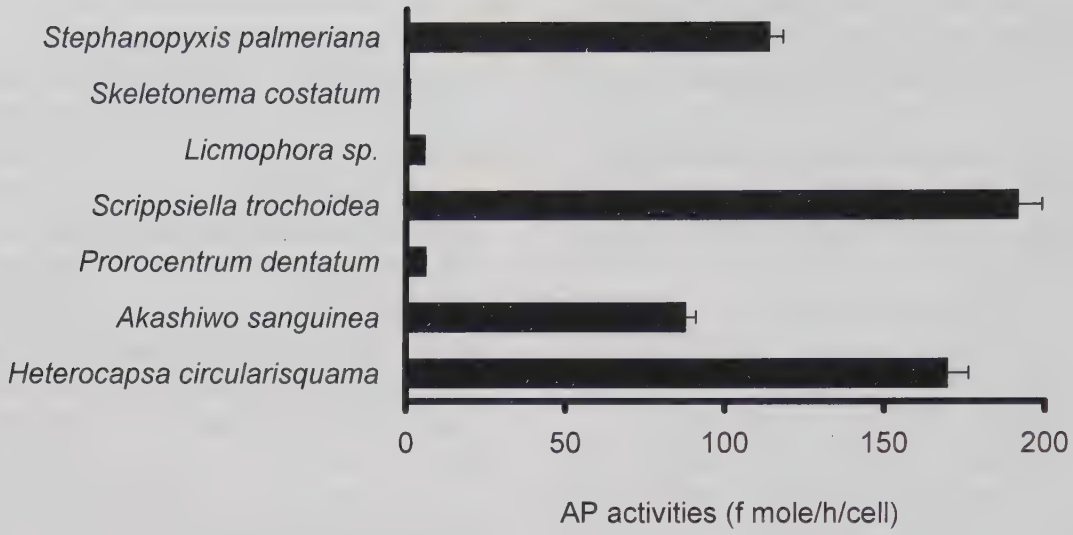


Fig. 52. Alkaline phosphatase activities of seven microalgal species cultured in phosphorus-limited conditions

考　　察

アルカリホスファターゼ（オルトリン酸モノエステルフォスホヒドラーゼ）は第一級，第二級アルコール類，フェノール類，およびアミン類などの数多くのリン酸エステルを加水分解する（Reid and Wilson, 1971）。この酵素は主として動物組織や微生物中に見いだされ，高等植物には存在しない。しかしながら，海産の植物である大型藻類や微細藻類には，AP活性が幅広く見いだされている（Hernández *et al.*, 1994; Uchida, 1992; Oh *et al.*, 2002）。

今回，*H. circularisquama*の培養液とそれを遠沈した上清のAP活性はほとんど同じであった（Fig. 53のA）。また，遠沈細胞の超音波破砕物にはAP活性がほとんど認められなかった（Fig. 53のB）。このことから，*H. circularisquama*のAP活性は細胞の最外層に局在し，遠沈などによりほとんどが上清中に放出されたものと考えられる。本種の最外層の糖衣（glycocalyx），原形質膜，鱗片および鎧板などは遠沈により容易にはげ落ちる性質を有している。このことから，本種のAP

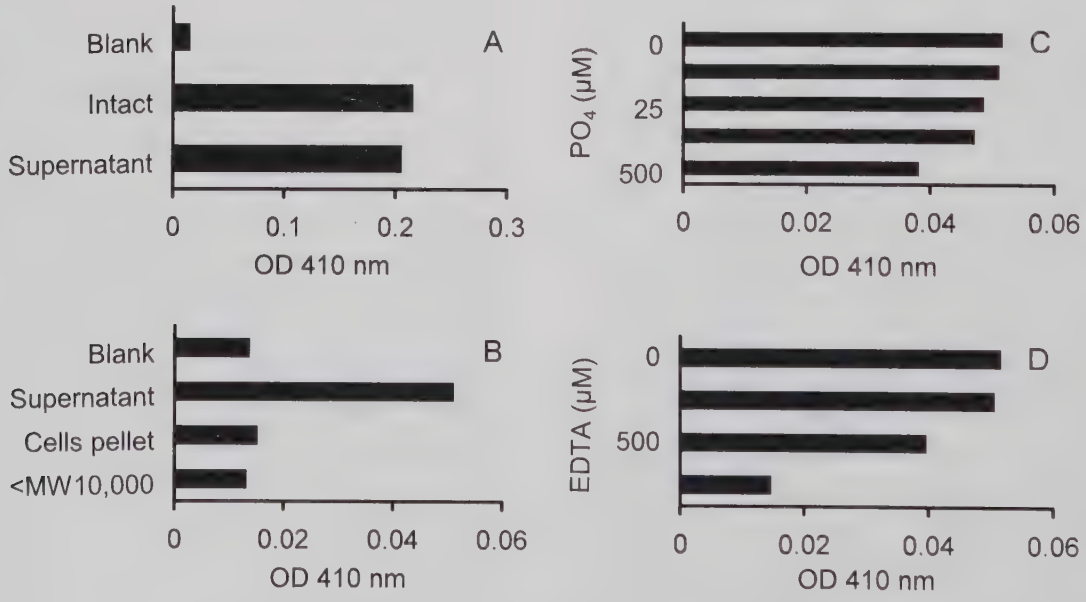


Fig. 53. Effects of physical and chemical treatments on the alkaline phosphatase activities of *Heterocapsa circularisquama*. A; 121,200 cells/mL of *H. circularisquama*, B-D; 30,400 cells/mL.
* Ultra sonic ruptured cells pellet

はこれら細胞外の構造物中に緩やかに結合した状態で存在しているものと推察された。同様の知見は渦鞭毛藻*Prorocentrum micans*においても示唆されている(Uchida, 1992)。また，大型藻類においても，AP活性は組織の最外層に局在していることが組織学的に明らかにされている（Hernández *et al.*, 1994)。いずれにしても，*H. circularisquama*の細胞表層に局在するAPは，環境水中の様々なDOPを分解・利用するのに役立っているものと考えられる。

本酵素の活性は，反応生成物であるPO_4-P（オルトリン酸）によって競合的に阻害されることが知られている。今回，*H. circularisquama*のAPについても，PO_4-Pの添加効果を調べたところ，やはりPO_4-Pの濃度が増加するにつれ，活性の低下が認められたが，100 μMでも無添加区の90%以上の活性を示していた。また，本酵素は活性中心にZn^{2+}を有しているので，金属キレーターによっても阻害を受ける。今回の結果，500 μM以上の濃度のEDTAにより，AP活性は顕著に阻害された。ただし，*H. circularisquama*の培養に通常用いるSWM3培地には，無機リン酸は約100 μM，EDTAは50 μM程度なので，通常の培養実験において顕著な阻害が起きる可能性は低いと判断された。

このように，*H. circularisquama*は他の渦鞭毛藻と比較しても強いAP活性を有していることが明らかとなった。従って，*H. circularisquama*は現場の海域においても，無機態リン（DIP）が枯渇した状態においても，細胞最外層に局在するAPでDOPを分解し，リン源として利用できることが示唆された。実際に*H. circularisquama*は既知の有機態リンをリン源として増殖できることからも（Yamaguchi *et al*, 2001)，現場海域でDOPを利用している可能性は高い。

なお，*H. circularisquama*は細胞内に共生バクテリアを有しているため（Horiguchi, 1995; Maki and Imai, 2001)，厳密な意味での無菌株の確立が困難である。今回の試験に用いた株もピペット洗浄法により細胞外に浮遊している細菌を可能な限り除いたもので，通常の細菌検査培地での白濁は認められない。しかし，DAPIによる直接検鏡では細胞内に多数のバクテリアが存在し，しかも一部は破裂した*H. circularisquama*の細胞から細菌が放出されていた。細菌もアルカリフォスファターゼ産生者であることから，混在する細菌の影響を完全に取り除くことはできない。しかし，*H. circularisquama*の細胞密度とAPとの間には強い正の相関があること，抗生物質を介在させて培養してもAP活性の低下はあまり観察されなかったことから，今回の試験で得られた活性のほとんどは*H. circularisquama*によって産生された酵素に由来すると判断される。また，細胞内でバクテリアによって産生された酵素が細胞表層に輸送された可能性は否定できないが，遠沈で得られた*H. circularisquama*の細胞を破砕した後AP活性を測定しても検出されなかったことから，細胞内細菌によるAP産生は相対的に非常に低いものと判断される。

第3項　浦ノ内湾における*H. circularisquama*出現期のDOPの動態

前項で*H. circularisquama*がAP活性を有しており，DOPを栄養源として利用できる可能性について明らかにした。しかしながら，実際の海域において*H. circularisquama*がどの程度のDOPを利用できるのかについて定量的に明らかにしなければ，DOPの有効性を解明したとは言えない。そこで*H. circularisquama*発生期におけるDOPの動態を調べるため，英虞湾，広島湾と並び*H. circularisquama*赤潮の頻発地帯である高知県の浦ノ内湾において，赤潮発生期に現場調査と水質測定を実施した。

材料および方法

調査は1996年に，Fig. 54に示した高知県浦ノ内湾の中央部に設けた1定点で高知県水産試験場の協力を得て実施した。本湾で*H. circularisquama*が発生している時期（7月15日，9月9日，9月13日）に0 m，2 m，5 m，10m，15mの5層で採水を行い，試水の一部は採水後，直ちに 0.45 μm孔のシリンジフィルター（東洋ろ紙社製）でろ過し，凍結保存して栄養塩類の分析用とした。栄養塩類の測定は，Strickland and Parsons (1972) に準じて，自動分析装置（TrAAcs 800; ブランルーベ社製）を用いて行った。DOPの値はMenzel and Corwin（1965）の方法に準じて求めた全溶存態リン（TDP）から無機リン酸（DIP）の値を差し引くことによって求めた。

さらに，現場海域における*H. circularisquama*の利用可能なDOPの濃度を把握するため，同じ浦ノ内湾海水に，*H. circularisquama*の培養細胞から調製したAP画分を含む粗酵素液を添加してインキュベートし，遊離してくる無機リン酸（AP-Hydrolyzable Phosphorus＝APHP）の濃度測定を試みた。粗酵素溶液の調製は次のように行った。まず，リン制限培地（N＝2,000 μM，P＝10 μM，N: P＝200）で培養した*H. circularisquama*の培養液（2.5×10^5 cells/mL）をデカンテーションにより7.4×10^6 cells/mLまで濃縮し，これを遠沈することにより上清を得た。ペレットは少量の滅菌

海水で再懸濁した後，再度遠沈した。この操作を3回繰り返した。得られた上清は先に遠沈で得られた上清と合わせた後一旦凍結保存した（約1ヵ月）。なお，*H. circularisquama*由来のAPは凍結保存によっても活性がほとんど低下しないことを予備試験で確認している。AP試料は融解後，0.1μmのフィルター（マイレクスGV，ミリポアー社製）でろ過した後，分子量1万の限外ろ過膜（モルカット，分子量3,000; ミリポアー社製）を用いて約100倍に濃縮した。濃縮液（20mL）をセルロースチューブに収容後，1 mM-Mg^{2+}を含むトリス緩衝液（pH 8.0; 3,000mL）に対して一昼夜透析し，余分な無機リン酸やその他の不純物を取り除いた。途中1回だけ外液を交換した。こうして調製された粗酵素液の0.1mLを10mLの現場海水に添加・攪拌し（最終濃度12,500 cells/mLの*H. circularisquama*からの抽出液添加に相当），約24℃で4時間インキュベートした後，そのまま無機リン酸の測定を行った。この操作によって増加した無機リン酸の濃度をAPHPとして取り扱った。同様の操作は人工海水に対しても行い，ブランクとして取り扱った。この反応により生じた無機リン酸の定量は，前述の方法に従い自動分析装置を用いて行った。

結　果

AP活性は緩衝液やpH，および基質の濃度の影響を大きく受けるため，常に一定の活性を示すかどうかは不明である。予備的な試験の結果では，実際の海水中でのpNPP（30μM）の分解率は緩衝液中の平均的な分解率の92%であったので，これを元に計算を行った。

*H. circularisquama*の発生が見られた時期（7月15日，9月9日，9月13日）に得られた浦ノ内湾海水中のDOP組成をFig. 55に示した。期間中DIPの濃度は底層において高かったが，*H. circularisquama*の分布中心層である0～5 mにおいてはかなり低かった。*H. circularisquama*の発生期間中，DIPがTDPに占める割合は15～27%であり，多くの部分がDOPによって占められていた。また，APHPがTDPに占める割合は3～8%とDIPよりは低いものの，明らかにその存在が認められた。特に*H. circularisquama*が高濃度に検出された9月9日と9月13日の表層は，DIP濃度の半数近くに達するなど，比較的高水準で検出された。

考　察

浦ノ内湾においても，*H. circularisquama*赤潮発生時は常にDOPが高い濃度で存在していることが分かった。このDOPのうち*H. circularisquama*のAPに分解されるリン（APHP）の濃度を測定するため，培養細胞から調製したAPを実際に*H. circularisquama*が見られた時期の海水に添加して測定した。浦ノ内湾における調査の結果，現場海域のDOPの10%前後は*H. circularisquama*が有するAPによって分解されたDIPとなる。このAPHPの濃度はしばしばDIPの濃度に匹敵することから，APHPは生物学的に受容可能な量で現場海水中に存在しており，DIPが枯渇した時などはリン源として有望であることが示唆された。

Shan *et al.*（1994）は，バクテリア由来のAPを固定化したカラムを用い，フローインジェクションによる多検体のAPHP測定方法を開発し，環境水の分析に適用した。その結果，環境水中には，植物プランクトンに十分利用可能な量のAPHPが含まれることが分かった。こうしたDOPは通常のDIP測定では全く検出されない。

室内実験の結果によれば，*H. circularisquama*は，DINの成分の一つとして考えられている尿素や尿酸を窒素源として利用できないが，DOPについては供試したほとんどすべての物質を利用して増殖できたという（山口，1997; Yamaguchi *et al.*, 2001）。このことから，海水中に溶存する有機物のなかでも，DOPはDONよりも*H. circularisquama*の増殖に積極的に利用されている可能性が高いことが指摘されていた。近年明らかになっているように，植物プランクトンが利用可能な栄養物質の形態は無機態にとどまらず，有機態も有効であることを考えると，植物プランクトンの増殖や遷移機構を考えるうえで，有機物の動態は無視できない。

大型海藻や微細藻類のAP活性のほとんどが細胞外に局在していること，これらが生息している環境中では，DIPが増殖の律速要因になるほど低いレベルで推移することなどから，藻類全般に見いだされるAPは，環境水中のDOPをリン源として利用するために存在しているものと推察されている（Hernández *et al.*, 1994）。実際に，浦ノ内湾における測定結果においても，*H. circularisquama*の発生が見られる夏期の表中層は，DIPと同程度のDOPが常に存在している。従って，AP

Fig. 54. Location of Uranouchi Bay, Kochi Prefecture. The depth of the sampled site (■) was 15 m.

を直接有している藻類は，DIP濃度が低く，ほとんどがDOPで占められている環境下では生態学的に優位に立つことが可能であろう(Bonin and Maestrini, 1981)。

リンは生物体内では核酸，ATP，リン脂質，リンタンパク質もしくは無機リン酸の形態で存在している。植物プランクトン細胞内では，無機リンと核酸態リンで細胞内全リン含量の30～50%に達するといわれている（Miyata and Hattori, 1986)。海水中に溶存するDOPのほとんどは，植物プランクトンや動物プランクトンなどから直接排出されたり，それらが腐敗・分解する過程で生じていると考えられているが，実際の現場海域のDOPがどのような物質で構成されているのか知見は少ない。Matsuda and Maruyama（1985）によれば，沿岸海水中のDOPは，分子量5,000以上の高分子量DOP，分子量数千のDOP，および分子量数百の低分子量DOPから構成されており，それらは安定な成分と不安定な成分の両方から構成されているという。さらに，多田他（1987）は，播磨灘海水中や底泥間隙水中には，数μg/L程度の溶存態核酸が含まれ，そのうちの大半がウラシルとヒドロキサンチンで構成されていることを明らかにした。実際に核酸関連物質は，鞭毛藻のリン源としてのみならず，増殖促進物質としても機能していることが既に明らかになっている(Iwasaki, 1979)。いずれにしても，DOPは生物体由来で，核酸関連の物質を中心に，様々な成分から構成されていると言える。これらすべてのDOPを個別に定量するのは容易ではないが，基本的には，DOPに含まれるAPHPが植物プランクトンの増殖に直接利用可能であると考えられる。

以上のように，現場海水中のDOPのうち一部はAP活性を有している*H. circularisquama*にとって直接利用可能であることが分かった。植物プランクトンのブルーム後期は無機の窒素やリンなどの多量栄養素が少なくなり，増殖を制限する要因となってくる。そうした環境下では，DONやDOPなどを栄養源として利用可能な植物プランクトン種は，引き続き生残・増殖が可能になるため，次第に優占種となってくる可能性が考えられる。また，第3章でも述べたとおり，*H. circularisquama*は珪藻のブルームが衰退しはじめた時期に増殖を始める場合が多く，この場合，多量の珪藻個体群が死滅する（あるいは捕食される）段階で再生される無機栄養塩だけでなく，DONやDOPも栄養源として利用している可能性が高い。

以上*H. circularisquama*の低リン環境における適応性について述べた。植物プランクトンの栄養塩獲得戦略には，1）低い濃度の栄養塩を効率的に取り込む戦略，2）取り込んだ栄養塩を速やかに利用して増殖する戦略，

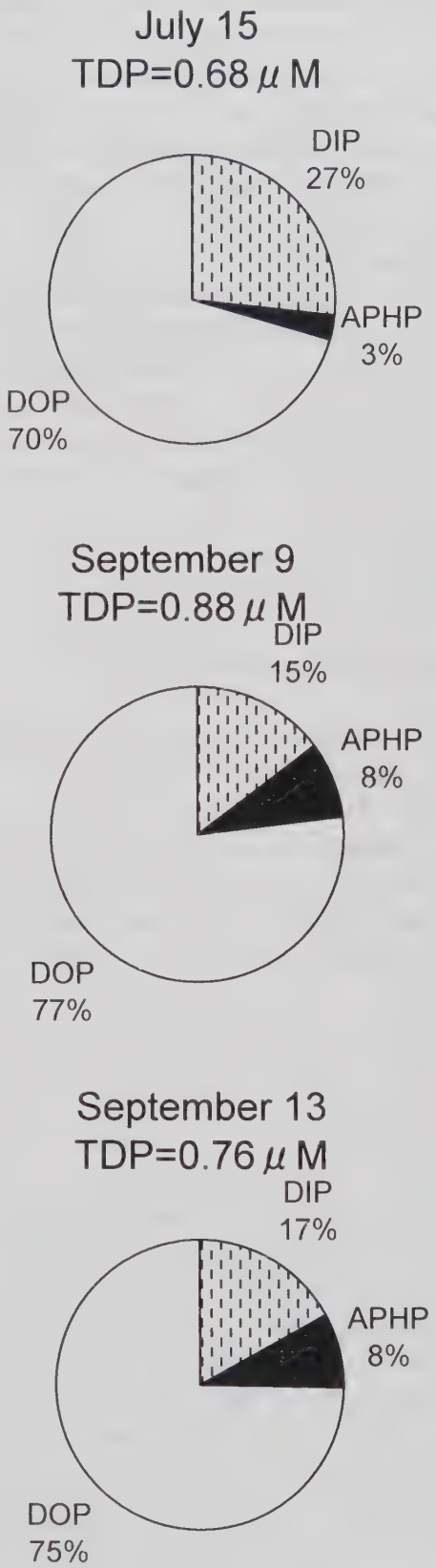


Fig. 55. Composition and form of dissolved phosphorus during the red tide of *Heterocapsa circularisquama* which occurred in Uranouchi Bay, 1996

3）取り込んだ栄養塩を細胞内に蓄え環境外の変化の影響を少なくする蓄積戦略などが知られている（Sommer, 1985, 1989; 樽谷, 1999）。*H. circularisquama*とこれまで日本沿岸で赤潮を引き起こしてきた赤潮生物を比較すると，増殖速度が従来種よりも際だって高いこと（本章第1節参照），細胞内窒素・リン含量が非常に低いこと（山口, 1996）などから，1）および2）については最も適応性の高い種であることが伺える。3）については今のところ知見は見られないが，細胞サイズの小さな生物ほど細胞内に栄養物質を蓄積できる能力は低いことを考慮すると，*H. circularisquama*の栄養塩蓄積能力はそれほど高くないと推察される。しかしながら，本種はリン制限環境下では強いアルカリフォスファターゼ活性を発現し，環境水中のDOPもリン源として利用できることなどから，これまで知られていた他種鞭毛藻に比較して低栄養（低リン）濃度環境下での適応能力が高く，リン制限環境が出現しやすい近年の日本沿岸海域においては他種生物との栄養競合に勝って赤潮を形成する能力が高いと結論付けられる。

第3節　*H. circularisquama*の分布拡大と人為的活動との関連

*H. circularisquama*の発生と定着を助長している中長期的環境要因の変化として，冬期水温の上昇と海域のN: P比の上昇に伴うリン制限環境の出現について述べた。新興赤潮生物が出現し，しかも繰り返し発生し続ける背景に，このような環境要因の変化が重要な役割を果たしていると言えよう。さらに，第1章でも述べたとおり，これまでほとんど知られていなかった生物が急速に出現するようになったもう一つの重要な要因として，ある海域に新たな赤潮生物が何らかの要因で移入・侵入し，これらが在来の他生物との競合に勝って繁茂することが指摘される。ホヤ，貝類，魚類，甲殻類，あるいは大型海藻などでは，こうした外来・帰化生物による生態系の撹乱が既に問題となっている（荒川, 1980; 梶原, 1996）。赤潮を引き起こすような有害・有毒プランクトンでも，こうした問題点が最近になって指摘されつつある（Hallegraeff, 1993; Scholin *et al.*, 1995; Hallegraeff, 1998a; Imada *et al.*, 2001; 2002）。*H. circularisquama*の水温に対する増殖応答を調べた結果によれば，本種が日本沿岸に土着の生物ではなく，熱帯・亜熱帯海域から移入してきた可能性が高いことから，その移入経路を明らかにすることは，今後の分布拡大を防止するためには重要な知見となろう。

さて，Fig. 56に*H. circularisquama*の赤潮発生海域と，本邦の沿岸や内湾域で盛んな二枚貝養殖種の産地を同時に図示した。この図を見ても分かるとおり，*H. circularisquama*の赤潮は，アコヤガイ，アサリ，マガキなど二枚貝養殖業が盛んな海域と例外なく一致することが分かる。すなわち，*H. circularisquama*の赤潮は二枚貝の養殖業が盛んな海域で集中的に発生していると言える。しかも，発生海域を時系列的に見ると，特定の海域から放射状に分布を拡大するのではなく，飛び火的に発生していることが分かる。

近年魚病の分野で問題となっているウィルスなどの例を見ても，ホスト生物の種苗などによって病原体が運ばれて水平感染を引き起こす場合は，このように産地を直撃するような形で飛び火的に発生することが知られている（桃山, 1988; 井上ら, 1994; 黒川ら, 1999）。こうした疫学的観点から推定すると，*H. circularisquama*もホストとなる二枚貝と共に運ばれ，これが分布を拡大する要因の一つになっているのではないかと考えられた。もし二枚貝によって*H. circularisquama*が運ばれているとすると，種苗の大量流通や赤潮発生海域からの避難などの措置が，*H. circularisquama*の分布を拡大している可能性も十分にある。そこで，本節では，主に二枚貝を介した*H. circularisquama*の移送の可能性について検討した。

第1項　二枚貝への*H. circularisquama*の付着

貝類養殖活動に伴う*H. circularisquama*の細胞の輸送の可能性について調べるため，アコヤガイ稚貝を用い，実際の貝類養殖を想定した模擬室内試験を実施した。

材料および方法

実験には1994年に熊本県楠浦湾で発生した赤潮海水中から単離した*H. circularisquama*（HU9436株）のクローン株を用いた。*H. circularisquama*は改変SWM3培地で，25℃，65 μmol photons/m^2/sの条件下で培養し，対数増殖期後期の細胞を適宜実験に供した。実験は次の5通りを行った。

1．アコヤガイへの*H. circularisquama*細胞の侵入量

約9,000cells/mLの*H. circularisquama*懸濁液に英虞湾産アコヤガイ（殻高55～65mm，重量15～20g）を10分間暴露した。暴露した4個体の貝を直ちにそれぞれのシャーレ上に置き室温に放置した。暴露後1, 5, 8および24時間後に殻内外から滴る液中の細胞数を放置時間毎に計測した。なお，実験時の温度は25℃，湿度は45～50%であった。本設定では，いわば貝を小型船舶などによって海上輸送させる際に，養殖貝から流出

し，船底に溜まった赤潮海水中の*H. circularisquama*の経過を見ることに相当する。

2．アコヤガイ殻内部への*H. circularisquama*細胞の付着量

1.と同様な条件でアコヤガイに*H. circularisquama*を暴露した後，殻表面の水を十分に除いてからシャーレ上に置き室温に静置した。暴露後1，5，8および24時間後に貝を取り出し，それぞれ100mLの海水中に戻し，30分経過したところで海水中の*H. circularisquama*細胞数を計数した。本設定では，赤潮海域から集められ，車両等によって移送されて新たな海域に移されたときに運ばれる*H. circularisquama*の細胞数に相当する。

3．アコヤガイ殻外部への*H. circularisquama*細胞の付着量

英虞湾産アコヤガイを強制的に閉殻させて外部の海水が殻内部に侵入しないよう施した状態で，約9,000 cells/mLの*H. circularisquama*懸濁液に10分間暴露した。暴露した貝に付着している海水を十分に除き，直ちにそれぞれのシャーレ上に置き室温に放置した。暴露後1，5，8および24時間後に貝を取り出し，それぞれ100mLの海水中に戻し，30分経過したところで海水中の*H. circularisquama*細胞数を計数した。この値を貝殻表面に付着している*H. circularisquama*の細胞数として取り扱った。本設定では，付着物を有する貝殻表面に付着して運ばれる細胞数に相当する。

4．*Karenia mikimotoi*と*Chattonella antiqua*に対するアコヤガイ干出の影響

*H. circularisquama*と同様の条件で培養された赤潮鞭毛藻*K. mikimotoi*と*C. antiqua*株を実験に用いた。*K. mikimotoi*および*C. antiqua*の細胞密度をそれぞれ5,000 cells/mLおよび3,000 cells/mLに調製した懸濁液にアコヤガイを10分間暴露した。暴露した貝に付着している海水を十分に切り，それぞれのシャーレ上に置いて室温に放置した。暴露後1，2，4，8および24時間後に貝を取り出し，それぞれ100mLの海水中に戻し，30分経過したところで海水中の*K. mikimotoi*と*C. antiqua*の細胞数を計数した。

計数は遊泳細胞と非遊泳細胞に分けて行った。なお，非遊泳細胞とは，鞭毛と鎧板を失って球形化した細胞のことである。

結　果

1．アコヤガイへの*H. circularisquama*細胞の侵入量

アコヤガイの干出時間と*H. circularisquama*の回収細胞数との関係をFig. 57に示す。本実験では，アコヤガイ殻内部に保持されている*H. circularisquama*の懸濁液や殻内外に付着していた*H. circularisquama*の細胞が回収される。回収される細胞数は実験に用いた貝のサイズが異なるため，必ずしも一様ではないが，遊泳細胞および非遊泳細胞のいずれもが24時間後まで観察された。実験終了時はほとんどが非遊泳細胞であった。

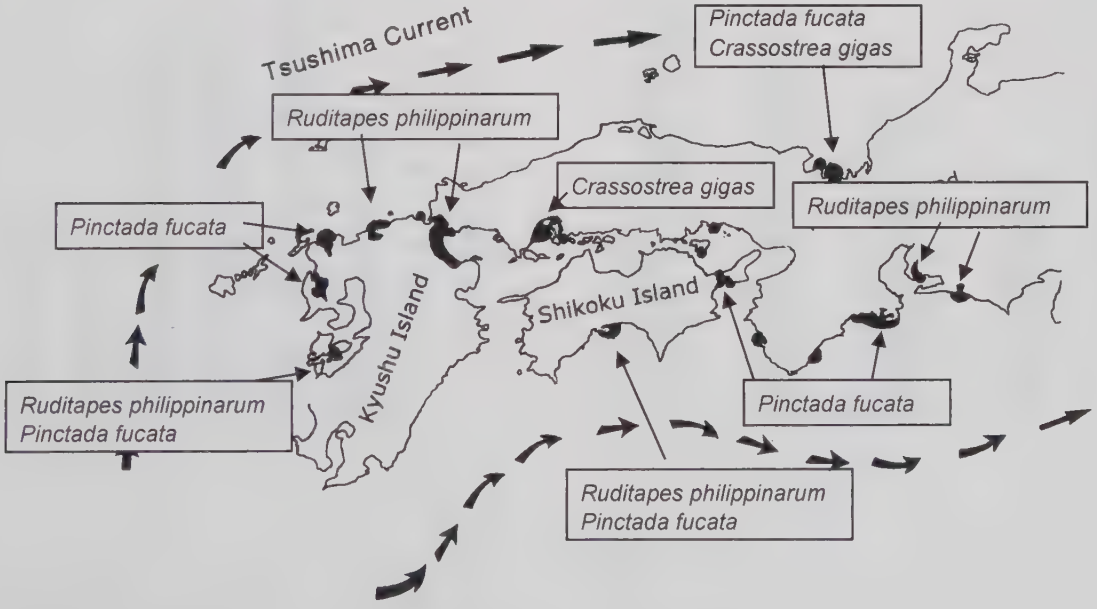


Fig. 56. Distribution of the red tide areas (>1,000cells/mL) and major mariculture grounds of shellfish species in the western Japan

2．アコヤガイ殻内部へのH. circularisquama細胞の付着量

アコヤガイの干出時間とH. circularisquamaの回収細胞数との関係をFig. 58に示す。本実験では，主にアコヤガイ殻内部に付着していたH. circularisquamaの懸濁液が回収される。回収される細胞数は実験に用いた貝のサイズが異なるため，必ずしも一様ではないが，遊泳細胞は8時間後まで，非遊泳細胞は24時間後まで観察された。

3．アコヤガイ殻外部へのH. circularisquama細胞の付着量

アコヤガイの干出時間とH. circularisquamaの回収細胞数との関係をFig. 59に示す。本実験では，主にアコヤガイ殻外部に付着していたH. circularisquamaの懸濁液が回収される。回収される細胞数は実験に用いた貝のサイズが異なるため，必ずしも一様ではないが，遊泳細胞は16時間後まで，非遊泳細胞は24時間後まで観察された。

4．Karenia mikimotoiとChattonella antiquaに対するアコヤガイ干出の影響

アコヤガイの干出時間とK. mikimotoiおよびC. antiquaの回収細胞数との関係をFig. 60に示す。回収される細胞数は実験に用いた貝のサイズが異なるため，必ずしも一様ではないが，K. mikimotoiおよびC. antiquaのいずれも細胞が観察されたのは4時間後までであり，それ以降は遊泳細胞も非遊泳細胞のいずれも全く観察されなかった。

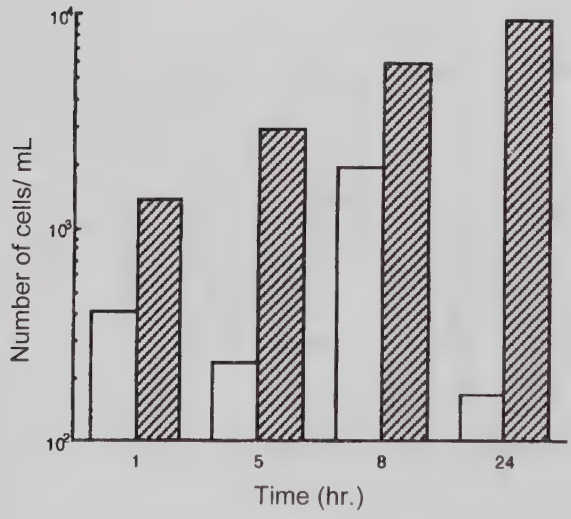


Fig. 57. Changes in the number of motile and immotile cells when pearl oyster samples were placed into empty beakers in the laboratory. Cells collected from both outside and inside of the shells. Open bars denote the number of motile cells, while solid bars denote the number of immotile cells.

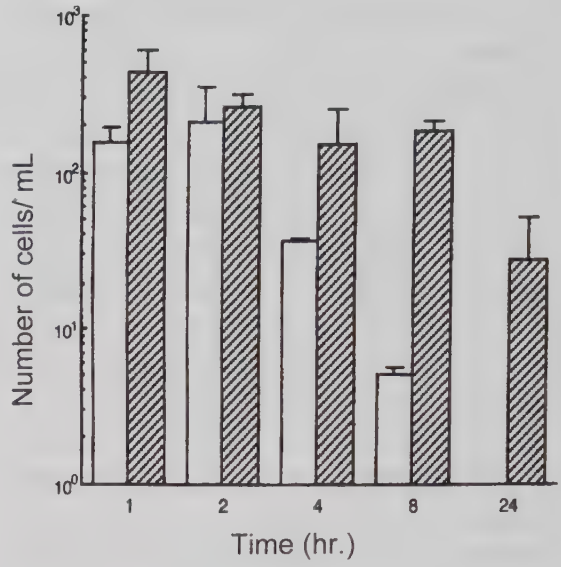


Fig. 58. Changes in the number of motile and immotile cells when pearl oyster samples were placed into empty beakers in the laboratory. Cells collected from inside of the shells. Open bars denote the number of motile cells, while solid bars denote the number of immotile cells.

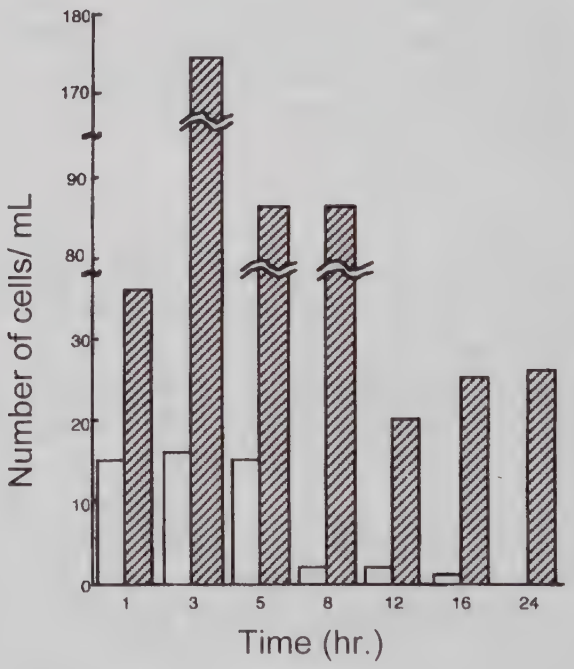


Fig. 59. Changes in the number of motile and immotile cells when pearl oyster samples were placed into empty beakers in the laboratory. Cells collected from outside of the shells. Open bars denote the number of motile cells, while solid bars denote the number of immotile cells.

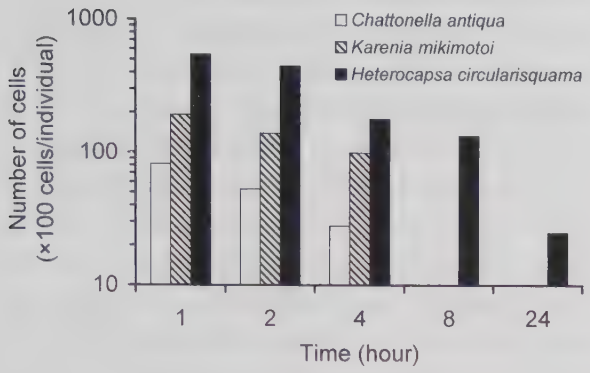


Fig. 60. Changes in the number of motile and immotile cells when pearl oyster samples were placed into empty beakers in the laboratory. Cells collected from outside of the shells.

考　　察

アコヤガイを用いた室内での予備試験の結果では，*H. circularisquama*は少なくとも24時間までは貝の内部に生きたまま保持されていることが分かった。*K. mikimotoi*や*C. antiqua*では，生きた細胞は暴露後4時間までしか確認されなかったことから，*H. circularisquama*はこれら従来型の赤潮生物と比較すると二枚貝内部に生きたまま残留しやすいと判断された。

今回の実験では24時間までしか干出時間を設けていないが，実際の移送は短い場合で数時間，比較的長いトラック輸送でも24時間以内に完了することが多い。*H. circularisquama*の一時性シスト（非遊泳細胞）は環境条件が整えば1～3日程度で元の遊泳細胞に戻る。従って，もし種苗を取り寄せる海域に*H. circularisquama*が存在していれば，移送によって*H. circularisquama*が生きたまま新たな海域に侵入する可能性は非常に高いと言える。

有害・有毒鞭毛藻が人為的活動によって分布を拡大し，しかも新たな海域で赤潮や貝類毒化などの漁業被害や食品衛生上の問題を引き起こすことが近年問題となっている（Hallegraeff, 1993; Scholin *et al.*, 1995; Hallegraeff, 1998a; Honjo *et al.*, 1998; Imada *et al.*, 2001）。こうした有害・有毒鞭毛藻の侵入経路としては，タンカーなどのバラスト水や二枚貝などの種苗の移送が取り上げられている（Scarratt *et al.*, 1993; Scholin *et al.*, 1995; Hallegraeff, 1998a; Honjo *et al.*, 1998; Imada *et al.*, 2001）。後者については，養殖業が盛んな海域から他の海域へと直接持ち込まれる場合が多いことから，確実にしかも繰り返し運ばれる可能性が高い。通常こうした種苗の移送は，輸送中の生物の物理化学的ダメージを最小限にするため，海水から取り上げた状態でそのまま運び，何ら処理を行われることなく漁場へ移されることが多い。

Scarratt *et al.*（1993）は，実験的に*Alexandrium tamarense*の栄養細胞をムラサキイガイやホタテガイに暴露し，模擬的な移送試験を行った。その結果，貝の内部に多量の細胞が付着していただけでなく，消化管を通過してきた糞の中からも*A. tamarense*の栄養細胞が再び遊泳を始めたと報告している。また，耐久性の強い*Alexandrium*属のシストは殻内に取り込まれてもほとんどダメージを受けることなく生きたまま再び排出されることが分かっている（Scarratt *et al.*, 1993; 古畑ら，1996）。*H. circularisquama*の場合*Alexandrium*属のような強靱な細胞外壁構造を有するシストの存在は知られていない。しかし，本実験で観察された非遊泳細胞はいわゆる一時性シストであり（Uchida *et al.*, 1996），これは一定期間過酷な環境下でも生残し，環境条件が再び整えば通常の遊泳細胞に回復して増殖を再開する。従って，*Alexandrium*属程ではないが，人為的移送の危険性が高い生物であると言える。

第2項　*H. circularisquama*発生海域からの模擬移送試験

前項でアコヤガイ稚貝に*H. circularisquama*の細胞が長時間生きたまま付着することが実験的に明らかとなった。次に，実際に*H. circularisquama*が発生している海域から輸送されてきた貝類にどの程度*H. circularisquama*が付着しているのか，複数の養殖貝を採取してトラック輸送を想定した試験を試みた。

材料および方法

三重県の英虞湾で*H. circularisquama*が出現していた平成9年11月25日に，アコヤガイ（2年貝）と天然のマガキおよびイワガキを採取し，湿らせた新聞紙に包んだ状態でスチロール製の容器に収容して宅配便で研究室に輸送した（採取後約24時間）。また平成9年10月20日に広島湾で養殖マガキ（3年貝）を採取し，同様に宅配便で研究室に輸送した（採取後18時間）。到着後，貝をそのまま改変SWM3培地に浸漬し，殻内外から流出してきた*H. circularisquama*の非遊泳細胞を顕微鏡下で計数した。なお，英虞湾における現場の*H. circularisquama*の細胞密度は930 cells/mL，広島湾における細胞密度は10 cells/mLであった。

結果および考察

Table 11にそれぞれの海域から輸送されてきた貝の内部から流出した*H. circularisquama*の細胞数を示す。*H. circularisquama*の細胞は，英虞湾のアコヤガイ1個体の殻内から，500～2,500 cells，広島湾のマガキ1個体の殻内から200～500 cells検出された。これら流出してきた*H. circularisquama*の細胞数は，現場海域の細胞密度（cells/mL）を上回っていた。このように，実際の海域からの模擬移送試験によっても*H. circularisquama*の細胞が二枚貝と共に運ばれることが確認されたことから，24時間以内の移送がほとんどの貝類養殖業においても，今回と同様に*H. circularisquama*が付着したままの状態で移送されている危険性が高い。*H. circularisquama*が二枚貝と共に生きたまま新たな海域に運ばれることは明白であり，今後は本種が発生している海域からの二枚貝の持ち込みの防止や，殻内に侵入した細胞の殺滅方法について検討する必要があろう。

以上に述べたように，二枚貝の養殖に伴う種苗等の移送や赤潮海域からの親貝の大量避難などの操作は，*H. circularisquama*の分布拡大を引き起こす危険性を孕んでいると言える。*H. circularisquama*は従来日本沿岸での発生のみ知られていたが，本章第1節で述べたように，増殖水温から考えて東南アジアなどの亜熱帯・熱帯海域から進入してきた可能性が指摘されていた。これを裏付けるように，*H. circularisquama*による最初の赤潮発生は1983年の香港であったことが最近示された（Iwataki *et al.*, 2002a）。この海域と日本の間は，タンカーや貨物船の定期航路が拓かれており船舶の往来が頻繁であるだけでなく，アコヤガイやアサリなどの種苗が日本に多量に持ち込まれてきた経緯がある（Honjo *et al.*, 1998; Matsuyama, 1999）。従って，本来東南アジア海域に分布していた本種が人為的作用で本邦沿岸に持ち込まれ，これが1988年以降定着して赤潮を引き起こすようになった可能性は十分に考えられる。もちろん，*H. circularisquama*の分布を拡大させた要因の中には，黒潮や対馬暖流などの沖合を流れる海流や沿岸流なども考慮に入れておく必要はある。実際に*H. circularisquama*以外の赤潮原因生物では，海流に伴い広範囲に移動することが知られている（竹内ら，1995; 今田，本城，2001）。実際の海域においては，人為的移送とこうした海流の影響が互いに影響しているため，どちらがどの程度関与していたのか定量的に明らかにすることは非常に困難である。しかし，*H. circularisquama*の赤潮発生が多くの二枚貝養殖地と重なっていること，赤潮時に多量に筏が避難した先で再び赤潮に見舞われることなどを考慮すると，人為的移送による影響は無視できないくらい大きいものといえる。特に近年は短期間で効率的に，多量の養殖貝を成長させて出荷するために，種苗の確保を特定の産地に依存する形態が増えつつある。もしこうした種苗供給産地で*H. circularisquama*が発生するとなると，種苗の輸送等に伴って一斉に分布を拡大する危険性が高い。

今回は二枚貝を介した移送についてのみ検討を行った。種苗を介した*H. circularisquama*の侵入は，赤潮発生初期の「接種」として重要な役割を果たすと考えられるが，実際の赤潮密度にまで達するには，第3章や本章で述べた物理化学的環境要因が整う必要がある。今回は検討することができなかったが，移送の他にも二枚貝養殖業からもたらされる様々な要因が*H. circularisquama*の出現に深く関係しているかもしれない。

例えば，*H. circularisquama*の頻発地帯である英虞湾や広島湾では，多数の筏が閉鎖性の強い湾奥部に密に配置されている。このため，多量の筏によって潮流が妨げられ，一度増殖した*H. circularisquama*が拡散せずにいつまでも湾奥部に停滞して赤潮の発生規模を大きくしている一因となっていると思われる。第1章に示したFig. 3－②の写真は1997年に広島湾の江田島湾におけるカキ漁場周辺の*H. circularisquama*赤潮の状況を撮影したものである。写真からも明らかなように，*H. circularisquama*の赤潮は筏の内部において最

Table 11. Transfers of *Heterocapsa circularisquama* cells with simulated transportation of shellfish

Date of harvest	Location	Specimen	*H. circularisquama* Field (cells/mL)	Collected cells (cells/individual)
21 Oct 1997	Gokasyo Bay	*Pinctada fucata*	–	80,000
4 Nov 1997	Ago Bay	*Pinctada fucata*	–	80
4 Nov 1997	Ago Bay	*Crassostrea nippona*	–	30
25 Nov 1997	Ago Bay	*Pinctada fucata*	930	500～2,500
25 Nov 1997	Ago Bay	*Crassostrea gigas*	930	100～2,000
20 Oct 1997	Hiroshima Bay	*Crassostrea gigas*	10	200～500

も高密度で分布し，筏の外側では着色域があまり観察されない。これは筏自身によって潮流が妨げられ，*H. circularisquama*の細胞が物理的に滞留した結果であると判断される。二枚貝の餌料となる珪藻類や無害な鞭毛藻であれば，筏周辺に集積しても，二枚貝そのものによる活発な摂餌活動により赤潮を形成するまで滞留することはないが，*H. circularisquama*は細胞密度が10～50 cells/mL以上になると二枚貝に拒食されるため，潮流の妨げられた筏内部に次々と滞留してしまう。カキ筏周辺における潮流測定結果からも，筏の内部における潮流は外側の最大1/10まで低下することが明らかにされていることから（川西ら，1998），過密な筏の配置が*H. circularisquama*の赤潮発生規模を大きくしている危険性は十分にある。

また，筏の直下には二枚貝自身から排出される糞や偽糞，あるいは付着生物の落下物などが厚く堆積しているため，底質が著しく悪化している（木村，1999）。こうした堆積物は底質の酸素を消費して貧酸素の発達を促し，*H. circularisquama*の増殖を促進する窒素やリンなどを多量に放出している。

さらに，二枚貝自身の摂餌活動が現場海域における植物プランクトン相に影響する可能性も考えられる。例えば，広島湾内で養殖されているマガキのろ水量から計算すると，植物プランクトンはおよそ13日間ですべてマガキに捕食されるものと計算される（Songsangjinda *et al.*, 2000）。もしマガキが特定のプランクトンを選択的に摂餌したり排除したりする能力があるとすれば，養殖海域ではマガキに排除されやすい生物だけが残って優占する可能性も考えられる。有毒渦鞭毛藻*Alexandrium tamarense*を他種植物プランクトンと混合してマガキに給餌すると，マガキは*A. tamarense*だけを偽糞で排除したり，十分に消化しないなど選択的に排除することが分かった。こうした偽糞や糞粒中の*A. tamarense*は生残しており，新鮮海水中に戻されると元の遊泳細胞に戻るという（Scarratt *et al.*, 1993）。*H. circularisquama*に暴露されたマガキなどは，clappingなどの拒否反応を繰り返す間に飲み込んだ多量の*H. circularisquama*を偽糞として殻外に排出する。こうした作用により，*A. tamarense*同様に*H. circularisquama*が選択的に排除されるとすると，海域の植物プランクトンが*H. circularisquama*を中心とした相に変化することも十分に考えられる。

第5章　*Heterocapsa circularisquama*赤潮の予察手法開発

赤潮は広大な海域で突発的に発生するため，一度発生したものを直接制御したり除去したりすることは労力的にもコスト的に非常に困難である。このため，いつ，どこで，どの程度の赤潮が発生するのかといった「予察」を行うことで，漁業被害を最大限回避することが重要である。

これまで英虞湾と広島湾における*H. circularisquama*赤潮発生期の環境条件について調査した。両湾における*H. circularisquama*の発生と気象・海象などの環境要因との関連を比較すると，発生時期や規模において若干の相違はあるものの，高温・高塩分，低海水交換率，貧酸素水塊の発達などが共通して見られた。さらに，台風による鉛直混合，秋期の成層崩壊による鉛直混合，渇水による高塩分化，冬期水温，海水の高N:P比，競合種としての珪藻の衰退などの特殊要因も密接に関連していることが明らかになった。本節ではこうした環境条件と赤潮発生の因果関係を以下に整理し，*H. circularisquama*の短期あるいは中長期的予察に役立つ予察指標について検討を加えた。

1．赤潮発生海域の特定

Fig. 47に示した過去の*H. circularisquama*赤潮発生海域の分布から，本種の赤潮は基本的に冬期水温が10℃を越えるような西日本海域で発生するものと考えられる。日本沿岸では暖冬傾向が続いていることから，今後*H. circularisquama*の分布が北方へ拡大する懸念もあるが，当面*H. circularisquama*の赤潮は日本海側は若狭湾以西，太平洋側は東京湾以西の海域内において発生するものと考えられる。但し，東北や北海道海域においても，水温が10℃を越えるような時期に*H. circularisquama*発生海域からバラスト水や種苗等が無処理で持ち込まれる場合は，移送によって一時的に*H. circularisquama*が増殖する危険性はある。

また，西日本海域においても，赤潮発生は閉鎖性内湾のような海水交換が著しく低い海域と一致している（例えば，Honjo, 1993; 杜多ら，1993）。このことから，*H. circularisquama*のモニタリングは内湾などを中心に行えば，概ね初期発生を捉えることが可能であろう。過去の発生状況から推察すると，半日周期の平均潮流が5 cm/s以下の海域は*H. circularisquama*の発生の危険性があると考えられる。また，本来潮流が早い海域でも，例えば養殖生け簀や筏が過密に配置されて潮流が緩やかになっている海域は，局所的に*H. circularisquama*が増殖して被害を及ぼす危険性があるので，漁場におけるモニタリングも重要となる。

一方で，本種は低塩分や珪藻類が常時繁茂しているような海域は種間競合が激しいため，栄養分が十分にあっても増殖が著しく抑制される可能性がある。こう

した海域は，大型河川が流入する河口域や汽水域，あるいは周辺部から多量の用水を引き込む大都市沿岸が相当する。周年を通じて表層塩分が低く，しかも著しい富栄養化のため継続的な珪藻赤潮が観察されるような海域（例えば東京湾，伊勢湾奥部，および大阪湾など）においては，*H. circularisquama*の増殖に好適なnicheが形成されにくいことから，赤潮発生の危険性は他の閉鎖性内湾に比べて低いと考えられる。

*Chattonella*属, *Heterosigma akashiwo*, *Alexandrium*属など本邦沿岸で赤潮を引き起こす鞭毛藻の多くはシストを形成して海底泥中で越冬する生活史を有している（Anderson and Wall, 1978; Lewis *et al.*, 1979; 今井，1990; Honjo, 1993）。現在までのところ*H. circularisquama*はこうした耐久性シストではなく，一時性シストを形成し，一時的な環境変化に耐えている。この一時性シストがどの程度海域の底泥中に含まれしかも越冬能力があるのかどうかが，赤潮の初期発生期の重要な要因になるが，実際には*H. circularisquama*赤潮頻発海域の底泥を培養しても*H. circularisquama*の遊泳細胞はほとんど出現しない。むしろ12～2月といった最低水温期にも低い密度ながら遊泳細胞が確認されることから，冬期に生き残った遊泳細胞が翌年のシード個体群となっている可能性が高い。これは耐久性のシストを形成しない*Karenia mikimotoi*や*Prorocentrum*属型の生活史とよく一致する。従って，*H. circularisquama*の潜在的発生海域を特定するには，低密度の越冬個体群の有無を確認することが重要であろう。

また，赤潮頻発地帯（いわゆるタネ場）から非頻発地帯へ高密度の赤潮水塊が短期間で移動して被害を引き起こすことがあるので，これら移動に深く関わっている潮流や吹送流などにも十分に配慮しておく必要がある。

2．赤潮発生時期の予察

*H. circularisquama*のシード個体群としては，越冬した遊泳細胞に多くを依存しているため，冬期水温よってこれらの密度が著しく左右されることが示唆されている。このことから，*K. mikimotoi*で行われているように（Honjo *et al.*, 1991），将来的には最低水温期（1～3月）の水温動向から夏期の初期発生のズレを予測することができれば，少なくとも数ヵ月以上の単位で予察を行うことが可能になるかもしれない。

このようにして，初期発生が捉えられれば，その後の水温・塩分の観測値から，Yamaguchi *et al.* (1997) および山口（1998）が提示した次式によって細胞密度の増加速度を予測することが可能である。

$$\mu\ (\text{divisions/day}) = -0.25767 + 0.00145 \cdot T \cdot S^2 + 0.00009 \cdot T^2 \cdot S - 0.00003 \cdot T^3$$

ここで，T＝水温（℃），S＝塩分（psu）を示す。

ただし，これは光や栄養塩などの条件が増殖に影響を与えないくらい十分にあることが前提であり，なおかつ現場における増殖速度をより正確に反映させるためには，海域の海水交換（杜多ら，1993）や動物プランクトンなどによる捕食圧（Kamiyama *et al.*, 2001）あるいは自然死亡率などを差し引いて換算する必要がある。

Table 12に西日本の各海域と，*H. circularisquama*が水中平均で100 cells/mLを越えて赤潮を起こした時期を示した。*H. circularisquama*は水温30℃，塩分30 psuと高温・高塩分を好む特性がある。これを裏付けるように，実際の*H. circularisquama*赤潮は主に高水温期にあたる夏期から秋期にかけて発生している。培養株を用いた生理学的研究結果や，英虞湾や広島湾における晩秋の赤潮期の現場観察結果を考慮すると，本種の赤潮が増殖しかつ海水交換や捕食などの減少要因を補って個体群を増大させるには，水温が最低15℃以上でなければならないと考えられる。さらに，急激に増殖して赤潮を形成しているのは，水温が23℃を越えている期間が中心であった。こうした水温帯を考慮に入れておけば，赤潮発生の危険性が高い時期に予め養殖貝を赤潮発生の可能性の低い海域（例えば沖合とか海峡部）に移動させておき，水温が15℃近くになったら元の海域に戻るという養殖の周年サイクルを設計するのに役立つであろう。

*H. circularisquama*の赤潮は基本的に高水温期である夏期から秋期にかけて発生するが，一方で，希に11～12月といった増殖下限水温帯に達しつつある晩秋にも緩やかに増殖して赤潮を形成する事例がある（第3章第2節参照）。この原因としては珪藻の秋期ブルーミングが照度の低下等で終息し，一時的に水温以外の環境条件が整って*H. circularisquama*の増殖に有利なnicheが出現するためではないかと考えられる。晩秋の赤潮は水温が低いため，夏期のように大規模かつ広範囲な赤潮となることは少ないが，アコヤガイやマガキの養殖などでは水揚げの最盛期と重なるだけに，斃死だけでなく，品質や身入りの低下など少なからぬ影響が考えられる。*H. circularisquama*の増殖は，水温，塩分，照度，栄養塩濃度および海水交換といった物理化学的要因よってコントロールされているものの，現場海域における増減を考えるには栄養競合者や捕食者などの動向も含めて総合的に予察する必要がある。

3．赤潮発生規模の特定

定期的なモニタリングにおいて初期発生を捉えたと

しても，すべてのケースで赤潮の密度にまで到達するとは限らない。*H. circularisquama*の増殖は基本的には水温，塩分，照度，栄養塩濃度および海水交換といった物理化学的要因によって支配されているが，これらは刻一刻と変化する。さらに，現場では栄養競合者や捕食者などによる減少要因も深く関与している。しかしながら，少なくとも，上述の物理化学的環境要因が*H. circularisquama*の増殖にとって好適な範囲に収まっていなければ，赤潮の密度にまで到達することは難しいであろう。初期発生時に平年より水温や塩分が高く推移し，なおかつ増殖に必要な栄養分が海域に十分に供給される環境（例えば底層の貧酸素化）であると判断される場合は，大規模な赤潮発生を十分に注意する必要がある。

英虞湾などの貧栄養的で比較的水深が深い海域においては，表中層の栄養塩濃度が増殖の律速要因になりやすい。過去の現場における観測から，こうした海域では，台風による一時的な鉛直混合の後に*H. circularisquama*の大規模赤潮が発生している（第3章第1項およびNagamori *et al.*, 2001）。この要因としては，鉛直混合によって底層から表層に向かって栄養物質，増殖促進物質あるいは*H. circularisquama*の一時性シストが一度に供給され，増殖が促進されているものと考えられる。従って，このような海域では，底層が貧酸素化している時期に，台風通過や外洋水の侵入などによる鉛直混合が発生すると，*H. circularisquama*赤潮が大規模に発生する危険性が高いことから，短期予察の良い指標となろう。ただし，広島湾のように湾口が広く開口しているような海域では，台風時の風向きによっては著しい吹送流が発達し（高杉ら，1998; 川西，1999），これによって*H. circularisquama*の個体群が短時間で湾外へ逸散される。このように，台風によって鉛直混合が引き起こされても，風の強さと向き，あるいは*H. circularisquama*の鉛直的な分布によっては逆に個体群が減少することもある。従って，鉛直混合の効果は湾毎に微妙に異なるので，湾の構造から吹送流の発生パターンを予め把握しておく必要がある。

*H. circularisquama*の最小細胞内窒素・リン含量は既に明らかとなっていることから（山口，1997），もし赤潮発生期の窒素やリン濃度が分かれば，次式により最大細胞密度（Cmax ）を予測できる（競合する多種植物プランクトンによる取り込みがないとした場合）。

C_{max}(cells/mL)＝1,000×N/1.53 or 1,000×P/0.0894

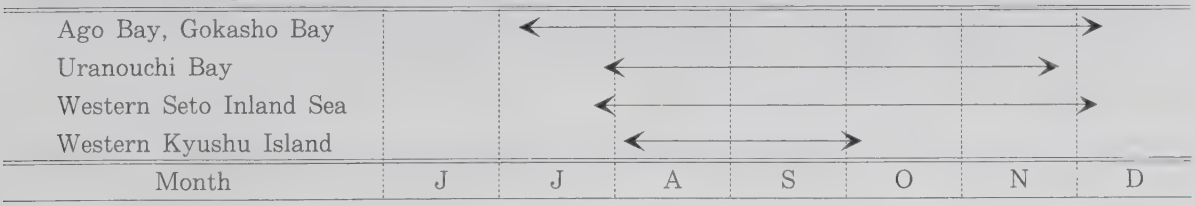
ここで，N＝DIN（μM），　P＝DIP（μM）を示す。

リンについては，*H. circularisquama*にとって利用可能なアルカリフォスファターゼで分解されるDOP（APHP）も増殖に利用されるため，もしAPHPの濃度が分かればPの値に加えることで最大細胞密度をより正確に計算できる。

また，*H. circularisquama*は珪藻類と強い競合関係にあることから，初期発生時に珪藻類が衰退するような状況が出現すると*H. circularisquama*が大規模発生する危険性がある。珪藻類は*H. circularisquama*と比較すると栄養塩類の枯渇や30℃に達するような高温環境では著しく増殖が低下することが知られている（山口，1994）。従って，表中層におけるDIPやDSi濃度の低下，猛暑による著しい成層発達や高温化，あるいは低降水量による河川水量の減少は珪藻類の衰退を招くとともに，*H. circularisquama*にとって好適な高温・高塩分・高N:P比環境が出現するので赤潮の発生規模を大きくする可能性がある。また，富栄養化した海域では，珪藻類が減少した時には他の鞭毛藻もほぼ同時期に増加するため（飯塚，1976），*H. circularisquama*はこれら鞭毛藻とも栄養的に競合しなければならない。しかし，*H. circularisquama*は一部の無殻渦鞭毛藻に対しては一定の細胞密度に達すると接触により致死的作用を示して競合者を排除することが可能なので（Uchida *et al.*, 1995; Uchida, 2001），出現している鞭毛藻の種類からどの程度競合の影響があるのか推定することは可能である。

また，貧酸素水塊の発達が大きい程赤潮の発生規模も大きくなることが第3章第1項で明らかとなった。一般的に貧酸素水塊の発達に大きな影響を及ぼすのは春期から夏期にかけての降水量であると言われている（鬼塚，1989; 神薗ら，1996）。この時期の降水量が多いと夏期の成層を促すだけでなく，栄養塩の供給により植物プランクトンの生産が活発になり，底層に対する有機物負荷が増大して酸素を消費するためであると考えられている（神薗ら，1996）。このことから，梅雨時期を中心とした降水量が平年より多いか少ないかも貧

Table 12. Seasonal patterns of *Heterocapsa circularisquama* occurrence in western Japan



酸素水塊の発達の程度，ひいては赤潮の発生規模を推定する上で重要な指標となる。降水量が平年より著しく少ないと貧酸素水塊があまり発達せず，赤潮も小規模になるものと考えられるが（1995年の英虞湾），秋期に出現する場合は高塩分化が著しい中での底層からの栄養供給があるので，*H. circularisquama*の優占化を助長する可能性も高い（1995年広島湾）。降水量が平年より著しく多いと海域の低塩分化と競合種である珪藻類の繁茂を助長するので（例えば1993年の英虞湾），この場合は赤潮の規模は小さくなるものと判断される。従って，大規模な赤潮は梅雨時期の降水量が平年並みかやや少ない状況で発生する可能性が高いと考えられる。

以上の項目は，通常のモニタリングにおいて十分に把握することが可能なので，*H. circularisquama*赤潮発生規模の特定に役立てることができよう。将来的には*K. mikimotoi*で行われているように（大内，高山，1984; 大内，1984; 大内，1986），データの蓄積を行い，個々の要因について重回帰分析を行って，大規模発生と小規模発生を判別する手法を開発したり，ファジーニューラルネットワーク（Nagamori *et al.*, 2001），さらには生態系モデル（Yamamoto *et al.*, 2002; Yamamoto and Seike, 2003）等にパラメーターを入力することで，より正確な赤潮発生規模などの推定を行うことが期待される。

4．赤潮消滅期の予察

英虞湾と広島湾における観察結果から，現段階で*H. circularisquama*の赤潮を消滅させる最大の要因は強風や大潮による逸散（移流拡散），捕食圧あるいは栄養物質の欠乏であろう。例えば，広島湾などのように台風などによる吹送流や大潮による潮汐流の増大が減少要因として考えられるので，こうした物理的な変化も赤潮消滅を見極める指標となる。ただし，強風や大潮などによる潮流変化は個々の湾に特有の機構なので，湾の形状などから，流行や流出速度を予測することが重要である（例えば，竹内ら，1995）。

さらに，珪藻類の増加も*H. circularisquama*の個体群の減少時には頻繁に観察されている。これらは相互に関連しているため，特定の項目にのみ注目して赤潮消滅期とその速度を特定することは困難であるが，捕食者である繊毛虫類や従属栄養性渦鞭毛藻*Gyrodinium dominans*の増殖，珪藻類の増加は良い指標となろう。一部の繊毛虫においては，*H. circularisquama*の細胞密度と捕食圧の関連が室内実験の結果に基づいて数式化されているため（Kamiyama, 1997），これらの値から捕食圧を定量的に把握することが可能である。また最近*H. circularisquama*を殺滅するバクテリアやウィルスの存在が報告されたことから（今井ら，1998，長崎ら，1999，Tarutani *et al.*, 2001），これら微生物の現場海域における動態についても明らかにしていく必要がある。

以上の要因を考慮して*H. circularisquama*の赤潮発生機構について取りまとめたのがFig. 61である。外洋に面し比較的水深の深い貧栄養海域と，瀬戸内海のように湾内に河川が流入し水深が浅い富栄養海域によって発生時期や環境が微妙に異なるのでそれぞれに分けてとりまとめた。両者の最大の違いは水中の栄養塩と競合者の密度である。

まず貧栄養海域における*H. circularisquama*の出現パターンを述べる。*H. circularisquama*の越冬個体群（遊泳細胞および一時性シスト）は水温の上昇とともに緩やかに増殖を始める。梅雨時期にあたる初夏は多量の降雨があり，陸域から多量の淡水が栄養物質を伴って海域に流れ込むため，一時的に海域が低塩分化し，しかも珪藻類のブルームも発生する。この時期は*H. circularisquama*の増殖が停滞し，一部は一時性シストとなって海底に沈降する。

その後梅雨が明けるとともに水温や塩分がすみやかに上昇するため，*H. circularisquama*は再び活発に増殖を始める。貧栄養海域では，成層した夏期の表中層において栄養塩濃度が低く推移するため，珪藻を含めた植物プランクトン現存量が貧弱である。こうした種間競合が低下した環境は，低栄養環境下での適応性の高い*H. circularisquama*にとって生態学的にみて好適であると考えられるが，*H. circularisquama*自身も増殖とともに栄養塩欠乏状態に置かれるため，必ずしも赤潮の密度まで増殖するとは限らない。しかしながら，底層が貧酸素化してきて増殖に必要な栄養塩が溶出してくる時期に，台風などによって強い鉛直混合が発生すると，底層の栄養塩や一時性シストが表中層に一気に供給され，これにより*H. circularisquama*が爆発的に増殖して短期間で赤潮を形成する。その後，成層崩壊後の秋期もしばらく増減を繰り返し，晩秋など珪藻群が衰退する時期に小さなブルームを形成することもあるが，やがて水温の低下とともに個体群が衰退してゆく。越冬した個体は翌年のシード個体群として機能する。

次に富栄養化海域における*H. circularisquama*の出現パターンを述べる。貧栄養化海域同様，越冬個体群（遊泳細胞および一時性シスト）が水温の上昇とともに緩やかに増殖を始める。梅雨時期は多量の降雨があり，陸域から多量の淡水が栄養物質を伴って海域に流れ込むため，一時的に海域が低塩分化し，しかも珪藻類のブルームも発生する。この時期は*H. circularisquama*

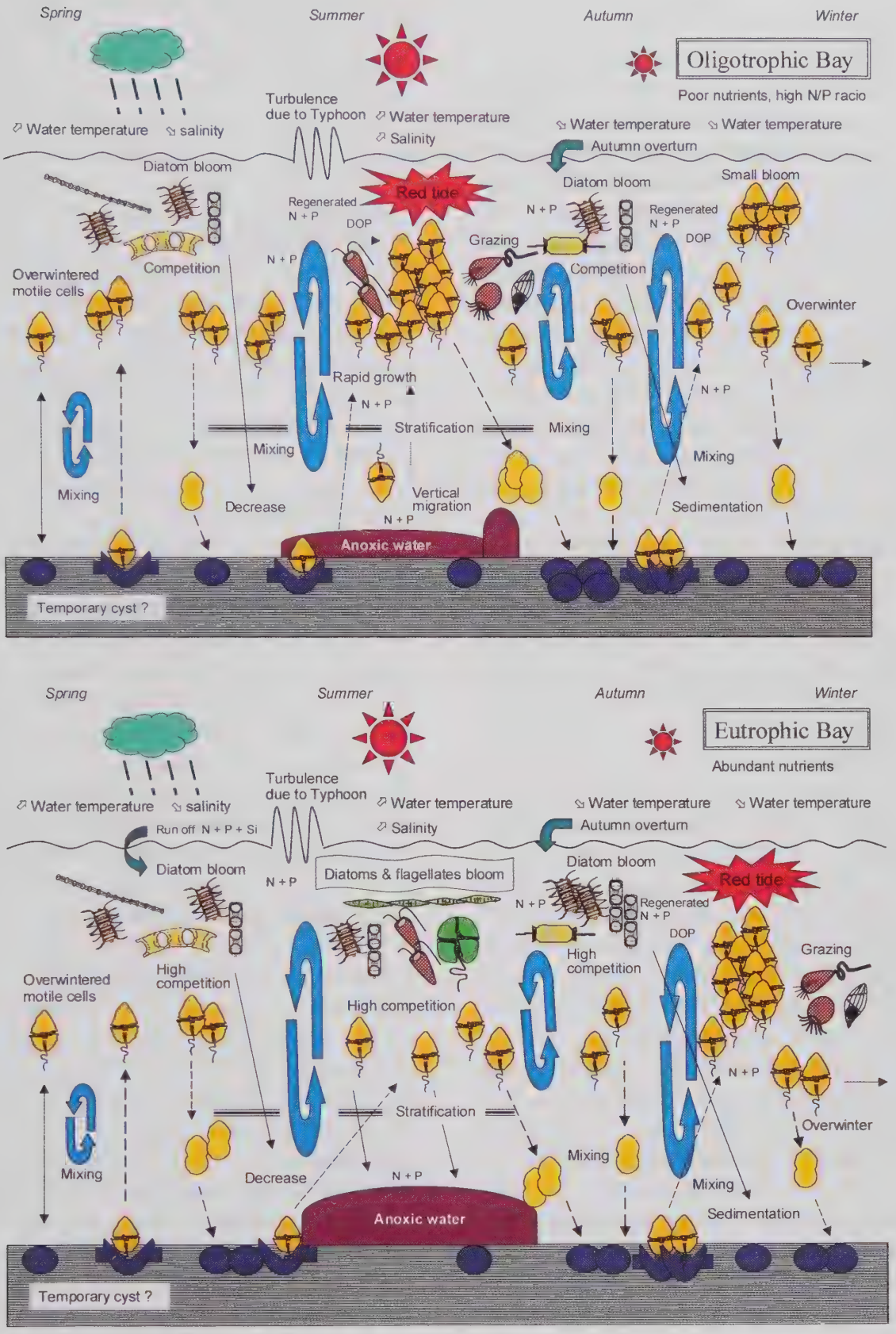


Fig. 61. Schematic diagrams of the seasonal occurrences of *Heterocapsa circularisquama* and associated environmental, biological, ecological conditions causing red tide episode

の増殖が停滞し，一部は一時性シストとなって海底に沈降する。

その後梅雨が明けるとともに水温や塩分が上昇するため，*H. circularisquama*は再び増殖を始める。しかしながら，富栄養化海域では，成層した夏期の表中層においても十分な栄養塩が陸域や底層から供給されるため，植物プランクトン現存量が豊富で，珪藻や他種鞭毛藻によるブルーミングが継続的に発生する。このため，*H. circularisquama*は珪藻類が発生している時期は増殖が抑制され，一部は海底泥に沈降して一時性シストとなる。珪藻類や他種鞭毛藻が繁茂している時期に台風などによる鉛直混合が起きても，底層から供給される栄養分は先行してブルーミングを引き起こしている他の植物プランクトンよって利用されるため，必ずしも*H. circularisquama*の増殖に繋がるとは限らない。晩夏になって高温と成層発達のため珪藻類が衰退して一時的に種間競合が低下した環境が出現するが，他種鞭毛藻が先行してブルームを形成することがあるため，貧栄養海域に比べると夏期の赤潮の規模や頻度は小さい。その後，成層崩壊とともに珪藻類の秋期ブルーミングが発生するため再び*H. circularisquama*の増殖は抑制される。しかし，晩秋近くになって鉛直混合が発達し，しかも照度不足などによって珪藻類が衰退する時期になると，水温が低下しているにも拘わらず増殖を開始し，赤潮を形成する。やがて水温の低下とともに個体群が衰退してゆく。

貧栄養化海域および富栄養化海域のいずれの場合も，成層化しているときは，日周鉛直移動によって底層の栄養塩を利用していると考えられる。また，珪藻類のブルームが終了すると同時に*H. circularisquama*が増殖を開始するが，この場合壊死した珪藻類から無機化されて供給される栄養塩やDOPを巧みに利用しながら増殖していると考えられる。特にリン制限環境への適応性が非常に高いため，先行する珪藻のブルームなどによって海域のリンの濃度が著しく少なくなった時期には，無機態および有機態のリンを効率的に利用しながら増殖を開始することで，珪藻類が減少して種間競合が低下した環境を先んじて支配し，追随する他種鞭毛藻は接触による致死的作用で直接排除することができる（Uchida *et al.*, 1995; Uchida *et al.*, 1999）。赤潮の密度に達すると特定の繊毛虫や従属栄養渦鞭毛藻*G. dominans*によって活発に捕食され，赤潮は衰退に向かう。

現在西日本のほとんどすべての海域で*H. circularisquama*を含む有害赤潮生物のモニタリング体制が整備されており，こうした観測網によって*H. circularisquama*の初期出現動向を捉えることが可能になっている。今後は上述の予察指標を定量的に組み込んだ生態系モデルを構築することにより，*H. circularisquama*赤潮の時期や規模を正確に予測する技術が開発されるであろう。

総　括

渦鞭毛藻*Heterocapsa circularisquama*は1988年以降，西日本各地で赤潮を形成し，甚大な漁業被害を及ぼす有害種として知られている。被害額は，判明しているものだけでも累計で100億円以上に及ぶ。そのため，本種による赤潮の発生機構の解明などが切に望まれていた。しかし，飛び火的にしかも散発的に発生する*H. circularisquama*赤潮について系統だった調査研究は少なく，赤潮発生の予察や被害防止策の開発が立ち後れた状況にあった。本論文は上述の問題点を解明するため，現場海域における観測結果を解析することにより赤潮発生要因の抽出を試みると同時に，その背景にある中長期的な海況，水質，人為的活動に関して取りまとめた。その主な内容は次の通りである。

英虞湾及び広島湾における現場観測の結果，本種は常に高温・高塩分環境下で赤潮を形成していた。特に，大規模な赤潮は夏期の鉛直混合後に発生することが分かった。これは貧酸素化した底層からの栄養物質や一時性シストの供給，表層海水の高塩分化が増殖に不可欠であるためと考えられる。さらに，水温が不適な環境でも一時的な高N:P比環境や晩秋の低日照環境下などで常在する珪藻類が衰退して種間競合が低下した環境が出現すると，ゆるやかに増殖して赤潮を形成することもある。本種は生理学的に高温・高塩分を好むことから，南方から移入してきた種である可能性が高く，その移入経路と国内における急速な分布拡大には種苗の大量輸送などの人為的活動が深く関わっている可能性も示唆された。本種は主に遊泳細胞や一時性シストの形態で越冬するものの，12.5℃を下回るような低温では増殖することなく死滅する。また，リンの最小細胞内含量が著しく低いことと，アルカリホスファターゼを有してDOPを利用できるなど，低リン環境への適応性が高いことが明らかとなった。従来型赤潮生物である*Chattonella*属の赤潮が減少する中，本種が毎年日本沿岸で赤潮を形成し，分布域を拡大し続けている背景は，日本沿岸の冬期水温の上昇，リンの一方的な排出規制による海域の高N:P比化などが深く関与しているものと推察された。

*H. circularisquama*の発生海域は冬期水温が10～12.5℃を上回る閉鎖性内湾に限られ，赤潮は概ね23℃以上で頻発し，15℃以下では赤潮を形成できない。以

上の結果から，水温や*H. circularisquama*の初期発生個体群を予めモニタリングし，赤潮が発生しやすい温度帯に達したら海水交換が良好な沖合や海峡部に養殖貝を移動することで赤潮の被害を逃れることが可能になる。大規模赤潮の発生には上述の鉛直混合の他に，底層の貧酸素化や栄養競合者である珪藻類の衰退も深く関与しているため，これらの動向から赤潮の規模を予測することも可能になる。

謝　辞

本研究をとりまとめるに当たり，終始，公私に亘りご指導を賜るとともに，本論文の御校閲を頂いた九州大学大学院農学研究院本城凡夫教授に心から厚く御礼を申し上げます。また，本論文の御校閲を頂いた同中村孝教授，今田信良助教授，同大学大学院理学研究院高橋孝三教授に深く感謝の意を表します。

さらに本研究を遂行するに当たり種々の分野でご指導と有益な御助言を頂いた瀬戸内海区水産研究所赤潮環境部長杜多哲博士，西海区水産研究所石垣支所長玉井恭一博士，有毒プランクトン研究室長板倉茂博士，同主任研究官長井敏博士，赤潮生物研究室長山口峰生博士，同主任研究官長崎慶三博士，および赤潮環境部の歴代部長および部内の臨時職員等の方々，企画連絡科長小谷祐一氏，瀬戸内海海洋環境部生産環境研究室の伊藤賀代子女史，北海道区水産研究所海区水産業研究部長内田卓志博士，九州大学大学院農学研究院大嶋雄治助教授，京都大学大学院農学研究科今井一郎助教授，広島大学生物生産学部松田治教授および山本民次助教授，鹿児島大学水産学部田中淑人教授，Connecticut州立大学Sandra E. Shumway教授に厚く御礼を申し上げます。

また，現場調査と取りまとめに当たり，貴重な労力と資料を御提供いただいたミキモト真珠研究所所長永井清仁氏，同研究所の皆様，三重県科学技術振興センター水産研究部の石村美佐氏や小林智彦氏をはじめとするセンターの皆様，間崎島漁業協同組合，全国真珠養殖漁業協同組合連合会，熊本県庁の宮本政秀氏，熊本県水産研究センターの皆様，広島県栽培漁業協会大内晟博士，広島県水産試験場資源環境部長高山晴義博士および試験場の方々，広島県農林水産部水産振興室，広島県地域事務所，広島市水産振興協会，大野町役場，大野漁業協同組合，浜毛保漁業協同組合，大野町漁業協同組合の方々，森山貴光，広田仁志，織田純生氏をはじめとする高知県水産試験場の皆様に深く感謝します。

浦ノ内湾における赤潮の発生状況について貴重な資料を提供頂いた高知県水産試験場の村田宏氏，高知県高岡高等学校，高知県教育センターの関係者方，福岡湾における*Heterocapsa circularisquama*赤潮発生に関する貴重な資料を提供頂いた福岡市市役所嘱託（元福岡県水産試験場）の田中義興氏，浜名湖で発生した*H. circularisquama*赤潮に関する資料を提供して頂いた静岡県水産試験場浜名湖分場上村信夫氏，播磨灘の冬期水温に関する資料を提供頂いた兵庫県立水産試験場の堀豊氏，*H. circularisquama*等プランクトンの各種イラストを提供頂いた佐賀県玄海水産振興センター山浦啓治氏に感謝します。

調査研究等で専門的観点から日常的に種々の情報提供やご助言等を賜った東北区水産研究所海区水産業研究部の神山孝史博士，西海区水産研究所海区水産業研究部の渡邊康憲博士，愛媛県水産試験場の小泉喜嗣博士，山口県水産研究センターの馬場俊典氏，その他赤潮発生等について貴重な情報や海水試料を提供頂いた各県水産試験場等の皆様に感謝します。

また，調査等で多大なご協力と情報提供を頂いた石岡宏子博士，瀬戸内海区水産研究所瀬戸内海海洋環境部の薄浩則博士，濱口昌己博士，後藤幹夫氏の各位に感謝する。

この研究の一部は水産庁，環境省，文部科学省等からの研究費補助の下で進められた。最後に，研究遂行の過程における家族の献身的な支えに感謝します。

文　献

吾妻行雄, 1995: 北海道日本海南西部沿岸の磯焼．北水試だより, **31**, 3-9.

Anderson D. M. and Wall D., 1978: Potencial importance of bentic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *J. Phycol.*, **14**, 224-234.

荒川好満, 1980: 日本近海における海産付着動物の移入について．付着生物研究, **2(1)**, 29-37.

馬場俊典, 檜山節久, 神薗真人, 江藤拓也, 岩男　昂, 樋下雄一, 高島　景, 内田卓志, 本城凡夫, 1994: 西部瀬戸内海における赤潮渦鞭毛藻*Gymnodinium mikimotoi*遊泳細胞の越冬について．日本プランクトン学会報, **41(1)**, 69-71.

馬場俊典, 檜山節久, 池田武彦, 1995: 貝毒に関する報告（4）仙崎湾における貝毒原因プランクトンの出現と養殖カキの毒化について．山口内水試報, **24**, 22-25.

馬場俊典, 吉岡貞範, 矢尾宏志, 白木信彦, 1997: 1995年初夏下関漁港内に発生した有害渦鞭毛藻*Gymnodinium* sp.の赤潮と漁業被害．山口内水試

研報, **26**, 25-30.

馬場俊典, 檜山節久, 田井中剛, 2001: 山口県仙崎湾における有毒プランクトン*Gymnodinium catenatum*の鉛直移動と養殖マガキの毒化状況について. 日本プランクトン学会報, **48**(**2**), 95-99.

Bonin D. J. and Maestrini S. Y., 1981: Importance of organic nutrients for phytoplankton growth in natural environments: implications for algal species succession. in "Physiological Bases of Phytoplankton Ecology" (ed. by Platt T.), *Can. Bull. Fish. Aqua. Sci.*, **210**, 279-291.

Blackburn S. I., Hallegraeff G. M., and Bolch C. J., 1989: Vegetative production and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Tasmania, Australia. *J. Phycol.*, **25**, 577-590.

Brand L. E. and Guillard R. R. L., 1981: The effects of continuous light and light intensity on the reproduction rates of twenty-two species of marine phytoplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **50**, 119-132.

Bricelj M. V. and Lonsdale D. J., 1997: *Aureococcus anophagefferens*: Causes and ecological consequences of brown tides in U.S. mid-Atlantic coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **42**(**5**), 1023-1038.

Burkholder J. M., Noga E. D., Hobbs C. H., and Glasgow H. B. Jr., 1992: New "phantom" dinoflagellate is the causative agent of major estuarine fish kills. *Nature*, **358**(**6385**), 407-410.

Burkholder J. M., Glasgow H. B. Jr., and Hobbs C. W., 1995: Fish kills linked to a toxic ambush-predator dinoflagellate: Distribution and environmental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **124**, 43-61.

Carreto J. I., Benavides H. R., Negri R. M., and Glorioso P. D., 1986: Toxic red-tide in the Argentine Sea. Phytoplankton distribution and survival of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in frontal area. *J. Plankton Res.*, **8**(**1**), 15-28.

中国工業技術試験所, 1986: 瀬戸内海における海水交換速度及び負荷量影響度の研究, pp.41-42.

Daugbjerg N., Hansen G., Larsen J., and Moestrup Ø., 2000: Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellate. *Phycologia*, **39**(**4**), 302-317.

Eis D., 1989: Simplification in the etiology of recent seal deaths. *Ambio*, **18**(**2**), 144.

遠藤修一, 山下修平, 川上委子, 奥村康昭, 1999: びわ湖における近年の水温上昇について. 陸水学雑誌, **60**(**2**), 223-228.

江藤拓也, 桑村勝士, 佐藤博之, 1998: 1997年秋期に豊前海で発生した*Heterocapsa circularisquama*赤潮の発生状況と漁業被害の概要. 福岡水産海洋技術センター研報, **8**, 91-96.

Fermin E. G., Figueiras F. G., Arbones B., and Villarino M. L., 1996: Short-time scale development of a *Gymnodinium catenatum* population in the Ria de Vigo (NW Spain). *J. Phycol.*, **32**, 212-221.

Fraga S., Anderson D. M., Bravo I., Reguera B., Steidinger K. A., and Yentsch C. M., 1988: Influence of upwelling relaxation on dinoflagellates and shellfish toxicity in Ria de Vigo, Spain. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **24**, 249-361.

Fraga S., Gallager S. M., and Anderson D. M., 1989: Chain-forming dinoflagellates: An adaptation to red tides. in "Red Tide: Biology, Environmental Science, and Toxicology" (ed. by Okaichi T., Anderson D. M., and Nemoto T.), Elsevier, New York, pp.281-284.

福代康夫, 渡辺 信, 渡辺正孝, 1982: 赤潮鞭毛藻類のシスト形成と発芽Ⅱ. *Protogonyaulax tamarensis*と*P. catenella*におけるシストの発芽の季節性. 国立公害研報, **30**, 43-52.

古畑和哉, 柿野 純, 深山義文, 福与康夫, 1996: チョウセンハマグリ殻内に混入した有毒渦鞭毛藻*Alexandrium*属シストの簡便な除去方法について. 日水誌, **62**, 813-814.

Gjøæter J., Lekve K., Stenseth N. C., Leinaas H. P., Christie H., Danielssen S., Edvardsen B., Olsgard F., Dahl E., DidrikOug E., and Paasche E., 2000: A long-term perspective on the *Chrysochromulina* bloom on the Norwegian Skagerrak coast 1988, a catastrophe or an innocent incident? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **207**, 201-218.

Granéli E and Haraldsson C, 1993: Can increased leaching of trace metals from acidified areas influence phytoplankton growth in coastal

waters? *Ambios,* **22**, 308-311.

Guillard R. R. L., 1975: Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. in "Culture of Marine Invertebrate Animals" (ed. by Smith W. L. and Chanley M. H.), Plenum Press, New York, pp.26-60.

羽生和弘, 関口秀夫, 2000: 伊勢湾と三河湾に出現したミドリイガイ. *Sessile Organisms,* **17**(**1**) 1-11.

Hallegraeff G. M., 1993: A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia,* **32**, 79-99.

Hallegraeff G. M., 1998a: Transport of toxic dinoflagellates via ships' ballast water: bioeconomic risk assessment and efficacy of possible ballast water management strategies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* **168**, 297-309.

Hallegraeff G. M., 1998b: Concluding remarks on the autecology of harmful algal blooms. in "Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms" (ed. by Anderson D. M., Cembella A. D., and Hallegraeff G. M.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelburg, pp.371-378.

濱口昌己, 2000: イワガキとマガキの識別方法について. 瀬戸内水研ニュース, **4**, 1-3.

花井孝之, 長谷川 仁, 長谷川雅俊, 野田浩之, 野中敬八, 1992: 浜名湖における*Gymnodinium nagasakiense*赤潮の発生状況について. 静岡水試研報, **27**, 33-40.

Hashimoto T., Matsuoka S., Yoshimatsu S. A., Miki K., Nishibori N., Nishio S., and Noguchi T., 2002: First paralytic shellfish poison (PSP) infestation of bivalves due to toxic dinoflagellate *Alexandrium tamiyavanichii*, in the southeast coasts of the Seto Inland Sea, Japan. *J. Food Hyg. Soc. Japan,* **43**(**1**), 1-5.

Hernández I., Niell F. X., and Fernandez J. A., 1994: Alkaline phosphatase activity in marine macrophytes: histochemical localization in some widespread species in south Spain. *Mar. Biol.,* **120**, 501-509.

Hernández I. and Whitton B. A., 1996: Retention of *p*-nitrophenol and 4-methylumbelliferone by marine macroalgae and implications for measurement of alkaline phosphatase activity. *J. Phycol.,* **32**, 819-825.

Hirayama K. and Numaguchi K., 1972: Growth of *Gymnodinium* type-'65, causative organism of red tide in Omura Bay, in medium supplied with mud extract. *Bull. Plankton Soc. Japan,* **19**, 13-21.

広海十郎, 今西大介, 門田定美, 1995: 赤潮ラフィド藻*Heterosigma akashiwo*に対する珪藻*Cylindrotheca closterium*の増殖阻害効果. 日本大農獣医学部学術研報, **52**, 122-125.

久野 武, 1992: 生活排水対策の推進について. 用水と排水, **34**(**1**), 7-11.

Hitchcock G. L. and Smayda T. J., 1977: The importance of light in the initiation of the 1972-1973 winter-spring diatom bloom in Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.,* **22**, 126-131.

本城凡夫, 1974: 博多湾における赤潮発生機構に関する研究－Ⅳ. 赤潮発生期の内湾環境と発生要因. 東海水研報, **79**, 77-121.

Honjo T. and Tabata K., 1985: Growth dynamics of *Olisthodiscus luteus* in outdoor tamks with flowing coastal water and in small vessels. *Limnol. Oceanogr.,* **30**(**3**), 653-664.

Honjo T., Yamamoto S., Nakamura O., and Yamaguchi M., 1990: Annual cycle of motile cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development. in "Toxic Marine Phytoplankton" (ed. by Granéli E., Sundström B., Edler L., and Anderson D. M.), Elserier, New York, pp.165-170.

Honjo T., Yamaguchi M., Nakamura O., Yamamoto S., and Ouchi A., 1991: A relationship between winter temperature and the timing of summer *Gymnodinium nagasakiense* red tides in Gokasho Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi,* **57**(**9**), 1679-1682.

Honjo T., 1993: Overview on bloom dynamics and physiological ecology of *Heterosigma akashiwo.* in "Toxic Phytoplankton Bloom in the Sea" (ed. by Smayda T. J. and Shimuzu Y.), Elsevier, Amsterdam, Netherlands, pp.33-42.

Honjo T., 1994a: The biology and prediction of representative red tides associated with fish kills in Japan. *Rev. Fish. Sci.,* **2**, 225-253.

Honjo T., 1994b: Overview on prediction and prevention of red tides causing death of marine life. *Farming Japan,* **28**, 9-15.

Honjo T., Imada N., Ohshima Y., Maema Y., Nagai K., Matsuyama Y., and Uchida T., 1998:

Potential transfer of *Heterocapsa circularisquama* with pearl oyster consignments. in "Harmful Algae" (ed. by Reguera B., Blanco J., Fernandez M. L., and Wyatt T.), Xunta de Galicia and IOC of UNESCO, Paris, pp.224-226.

堀　豊, 1998: 夏期の播磨灘底層における溶存酸素量の動向. 第4回瀬戸内海資源海洋研究会報告, 瀬戸内海区水産研究所編, pp.79-82.

Horiguchi T., 1995: *Heterocapsa circularisquama* sp. nov. (Peridiniales, Dinophyceae): a new marine dinoflagellate causing mass mortality of bivalves in Japan. *Phycol. Res.,* **43**, 129-136.

星合愚一, 2000: 東北沿岸域における下痢性貝毒原因藻類－*Dinophysis fortii*と*D. acuminata*を中心に－. 有害・有毒赤潮の発生と予知・防除, 石田祐三郎, 本城凡夫, 福代康夫, 今井一郎編, 水産増養殖叢書48, 日本水産資源保護協会, 東京, pp.177-214.

Humborg C., Ittekkot V., Cociasu A., and Bodungen B. V.. 1997: Effect of Danuve River Dam on Black Sea biogeochemistry and ecosystem structure. *Nature,* **386**(**6623**), 385-388.

Ianora A., 2001: Do diatom diets act as birth control pills for marine copepods? *J. Phycol.,* **37**, (**3**), 26.

Ichimi K., Yamasaki M., Okumura Y., and Suzuki T., 2001: The growth and cyst formation of a toxic dinoflagellate, *Alèxandrium tamarense,* at low water temperatures in northeastern Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,* **261**(**1**), 17-29.

Ikeda T., Matsuno S., Sato S., Ogata T., Kodama M., Fukuyo Y., and Takayama H., 1989: First report on palalytic shellfish poisoning caused by *Gymnodinium catenatum* Graham (Dinophyceae). in "Red Tide: Biology, Environmental Science, and Toxicology" (ed. by Okaichi T., Anderson D. M., and Nemoto T.), Elsevier, pp.411-414.

飯塚昭二, 入江春彦, 1969: 大村湾における*Gymnodinium*赤潮発生と海底無酸素化現象との関連. 日本プランクトン学会報, **16**(**2**), 99-115.

飯塚昭二, 入江春彦, 1972: 大村湾における*Gymnodinium* '65年型赤潮の発生機構. 日本プランクトン学会報, **19**(**1**), 22-33.

飯塚昭二, 1973: 赤潮の生物相. 水産土木, **9**(**1**), 19-29.

飯塚昭二, 1976: 大村湾における汚染の進行と赤潮プランクトンの変遷. 日本プランクトン学会報, **23**(**1**), 31-43.

Imada N., Kobayashi K., Tahara K., and Oshima Y., 1991: Production of an autoinhibitor by *Skeletonema costatum* and its effect on the growth on other phytoplankton. *Jpn. Soc. Sci. Fish.,* **57**(**12**), 2285-2290.

今田信良, 本城凡夫, 2001: 沿岸性赤潮に関するシード個体群の起源. 日本プランクトン学会報, **48**(**2**), 121-124.

Imada N., Honjo T., Shibata H., Oshima Y., Nagai K., Matsuyama Y., and Uchida T., 2001: The quantities of *Heterocapsa circularisquama* cells transferred with shellfish consignments and the possibility of its establishment in new areas. in "Harmful Algal Blooms 2000", (ed. by Hallegraeff G. M., Blackburn S. I., Bolch C. J., and Lewis R. J.), IOC of UNESCO, Paris, pp.474-476.

今井一郎, 1990: 有害赤潮ラフィド藻*Chattonella*のシストに関する生理生態学的研究. 南西水研報, **23**, 63-166.

Imai I., Itakura S., Matsuyama Y., and Yamaguchi M., 1996: Selenium requirement for growth of a nobel red tide flagellate *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae) in culture. *Fish. Sci.,* **62**(**5**), 834-853

今井一郎, 中桐　栄, 永井清仁, 1998: 夏期の英虞湾における有害赤潮渦鞭毛藻*Heterocapsa circularisquama*殺藻微生物の変動. 南西水研報, **31**, 53-61.

井上　潔, 三輪　理, 大迫典久, 1994: 1993年に西日本で発生した養殖クルマエビの大量死. 魚病研究, **29**(**2**), 149-158.

板倉　茂, 今井一郎, 伊藤克彦, 1990: 広島湾における赤潮渦鞭毛藻*Gymnodinium nagasakiense*出現密度の季節変化. 南西水研報, **23**, 27-33.

Itakura S. and Yamaguchi M., 2001: Germination characteristics of naturally occurring cysts of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Hiroshima Bay, Inland Sea of Japan. *Phycologia,* **40**(**3**), 263-267.

岩崎英雄, 1973: 赤潮鞭毛藻の生理特性からみた赤潮の発生機構. 日本プランクトン学会報, **19**(**2**), 46-56.

Iwasaki H., 1979: Physiological ecology of red tide flagellates. in "Biochemistry and Physiology of Protozoa" (ed. by Levandowsky M. and Hunter S. H.), Vol. 1., Academic Press, New

York, pp.357-393.

Iwataki M., Wong M. W., and Fukuyo Y., 2002a: New record of *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) from Hong Kong. *Fish. Sci.,* **68**(**5**), 1161-1163.

Iwataki M., Takayama H., Matsuoka K., and Fukuyo Y., 2002b: *Heterocapsa lanceolata* sp. nov. and *Heterocapsa horiguchii* sp. nov. (Peridiniales, Dinophyceae), two new marine dinoflagellates from coastal Japan. *Phycologia,* **41**(**5**), 470-479.

Jalliffier-Merlon E., Marty J. C., Denant V., and Saliot A., 1991: Phytoplanktonic sources of volatile aldehydes in the River Rhone estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.,* **32**(**5**), 463-482.

城　久, 1991: 大阪湾の開発と海洋環境の変遷. 沿岸海洋研究ノート, **29**, 3-12.

梶原　武, 1984: 高知県古満目湾のミドリイガイについて. 付着生物研究, **5**(**1**), 55.

梶原　武, 1996: 東京湾に移住した外来種付着動物. 付着生物研究, **12**(**2**), 25-26.

神薗真人, 江藤拓也, 佐藤博之, 1996: 周防灘南西部海域における貧酸素水塊形成と気象変動との関係. 沿岸海洋研究, **33**(**2**), 179-190.

Kamiyama T., 1997: Growth and grazing responses of tintinnid ciliates feeding on the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Mar. Biol.,* **128**, 509-515.

Kamiyama T. and Arima S., 1997: Lethal effect of the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* upon the tintinnid ciliate *Favella taraikaensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* **160**, 27-33.

神山孝史, 1999, 沿岸域における繊毛虫類の摂食生態（総説）. 日本プランクトン学会報, **46**(**2**), 113-133.

Kamiyama T., Takayama H., Nishii Y., and Uchida T., 2001: Grazing impact of the field ciliate assemblage on a bloom of the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Plankton Biol. Ecol.,* **48**(**1**), 10-18.

環境庁水質保全局, 1999: 平成11年度 瀬戸内海の環境保全（資料集）, pp.52-56.

川西　澄, 菊池伸哉, 内田卓志, 松山幸彦, 1998: カキ養殖場における流動と水質. 沿岸海洋研究, **36**(**1**), 69-75.

川西　澄, 菊池伸哉, 内田卓志, 松山幸彦, 余越正一郎, 1999: 広島カキ養殖場における水理特性. 瀬戸内水研報, **1**, 39-43.

川西　澄, 1999: 広島湾北部海域の流動構造と海水交換特性. 海岸工学論文集, **46**, 1041-1045.

Kennedy S., Smyth J. A., McCullough S. J., Allan G. M., McNeilly F., and McQuaid S., 1988: Confirmation of cause of recent seal deaths. *Nature,* **335**(**6189**), 404.

木村知博, 溝上昭男, 橋本俊将, 1973: 漁業被害をもたらした広島湾の赤潮: その発生状況と発生環境. 日本プランクトン学会報, **19**(**2**), 24-38.

木村知博, 1999: カキ筏養殖場の溶存酸素量の変動機構とカキの成長低下. 水産増殖, **47**(**1**), 119-127.

児玉純一, 永島　宏, 和泉祐司, 1995: 万石浦ニシンの長期変動に関する一考察: 特に金華山近海域の気象・海況および生物群集との関係. 宮城水産研究開発センター研報, **14**, 17-36.

Kondo K., Seike Y., and Date Y., 1990: Red tides in brackish lake Nakanoumi (II) Relationships between the occurrence of *Prorocentrum minimum* red tides and environmental conditions. *Bull. Plankton Soc. Japan,* **37**(**1**), 19-34.

小泉喜嗣, 高島　景, 神薗真人, 江藤拓也, 馬場俊典, 檜山節久, 池田武彦, 岩男　昂, 樋下雄一, 内間満明, 矢沼　隆, 内田卓志, 本城凡夫, 1994: 西部瀬戸内海における*Gymnodinium mikimotoi*の増殖域の環境特性と分布拡大機構. 海の研究, **3**(**2**), 999-110.

小泉喜嗣, 河野慈敬, 松山紀彦, 内田卓志, 本城凡夫, 1996: 1994年宇和島湾周辺で発生した*Gonyaulax polygramma*赤潮の環境特性と魚貝類の大量斃死. 日水誌, **62**(**2**), 217-224.

Koizumi Y., Uchida T., and Honjo T., 1996: Diurnal vertical migration of *Gymnodinium mikimotoi* during a red tide in Hoketsu Bay, Japan. *J. Plankton Res.,* **18**(**2**), 289-294.

小谷祐一, 坂本節子, 1998: 西日本海域で頻発するギムノディニウム・カテナータムによる麻痺性貝毒. 養殖, **435**, 92-93.

Kuenzler E. J. and Perras J. P., 1965: Phosphatases of marine algae. *Biol. Bull.,* **128**, 227-284.

倉田　豪, 1970: 海底土のビタミンB_{12}溶出. 日本海洋学会誌, **26**, 81-86.

黒川忠英, 鈴木　徹, 岡内正典, 三輪　理, 永井清仁, 中村弘二, 本城凡夫, 中島員洋, 芦田勝朗, 船越将二, 1999: 外套膜片移植および同居飼育によるアコヤガイ*Pinctada fucata martensii*の閉殻筋の赤変化を伴う疾病の人為的感染. 日水誌, **65**(**2**), 241-

251.

Li A., Stoecker D. K., Coats D. W., and Adam E. J., 1996: Ingestion of fluorescently labeled and phycoerythrin-containing prey by mixotrophic dinoflagellates. *Aqua. Microb. Ecol.,* **10**, 139-147.

李　寅鐵, 藤田健一, 高杉由夫, 星加　章, 2001: 広島湾における残差流および物質輸送過程の数値実験. 海の研究, **10(6)**, 495-507.

Lewis C. M., Yentsch C. M., and Dale B., 1979: Distribution of *Gonyaulax excavata* resting cysts in the sediments of Gulf of Maine (Algae, dinoflagellate). *Develop. Mar. Biol.,* **1**, 235-238.

Maki T. and Imai I., 2001: Relationships between intracellular bacteria and the bivalve killer dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). *Fish. Sci.,* **67(5)**, 794-803.

Margalef R., Estrada M., and Blasco D., 1979: Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. in "Toxic Dinoflagellate Blooms" (ed. by Taylor D. and Seliger H. H. Y.), Elsevier, North-Holland, pp.89-94.

Matsuda O. and Maruyama A., 1985: Gel chromatographic characterization of dissolved organic phosphorus in eutrophic seawater during a phytoplankton bloom. *Bull. Plankton Soc. Jpn.,* **32(2)**, 91-100.

松山幸彦, 永井清仁, 水口忠久, 藤原正嗣, 石村美佐, 山口峰生, 内田卓志, 本城凡夫, 1995: 1992年に英虞湾において発生した*Heterocapsa* sp.赤潮発生期の環境特性とアコヤガイ斃死の特徴について. 日水誌, **61(1)**, 35-41.

Matsuyama Y., Uchida T.., Nagai K., Ishimura M., Nishimura A., Yamaguchi M., and Honjo T., 1996: Biological and environmental aspects of noxious dinoflagellate red tides by *Heterocapsa circularisquama* in the west Japan. in "Harmful and Toxic Algal Blooms" (ed. by Yasumoto T., Oshima Y., and Fukuyo Y.), IOC of UNESCO, Paris, pp. 247-250.

松山幸彦, 木村　淳, 藤井　斉, 高山晴義, 内田卓志, 1997: 1995年広島湾西部で発生した*Heterocapsa circularisquama*赤潮の発生状況と漁業被害の概要. 南西水研報, **30**, 189-207.

Matsuyama Y., 1999: Harmful effect of dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on shellfish aquaculture in Japan. *JARQ,* **33**, 283-293..

Matsuyama Y., Miyamoto M., and Kotani Y., 1999: Grazing impacts of the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* on a bloom of *Gymnodinium catenatum*. *Aqua. Microb. Ecol.,* **17(1)**, 91-98.

松山幸彦, 内田卓志, 小谷祐一, 2000: ラフィド藻*Heterosigma akashiwo*および*Chattonella antiqua*の培養ろ液が珪藻*Skeletonema costatum*の増殖に及ぼす影響. 瀬戸内水研報, **2**, 57-66.

Menzel D. W. and Corwin N., 1965: The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxdation. *Limnol. Oceanogr.,* **10**, 280-282.

三重県水産技術センター, 1993: 貧酸素水塊被害防止対策事業報告書, 貧酸素水塊発生機構の解明, 48 pp.

三重県水産技術センター, 1994: 赤潮貝毒監視事業報告書, 五ヶ所湾及び英虞湾における赤潮生物の増殖と環境特性に関する研究－IX, 15 pp.

三島康史, 星加　章, 谷本照己, 上嶋英機, 2001: 海田湾の水・底質環境－海田湾における底質環境修復技術の研究（I）－. 中国工業技術研報, **56**, 1-39.

宮本政秀, 吉田雄一, 河邊　博, 松山幸彦, 高山晴義, 2002: 1995年に羊角湾で発生した渦鞭毛藻*Gyrodinium* sp.の赤潮: 発生期の環境特性と養殖魚への影響. 日水誌, **68(2)**, 157-163.

宮下一明, 木幡邦男, 渡辺正孝, 1994: 赤潮ラフィド藻*Chattonella antiqua*に対する珪藻*Amphiprora hyalina*の増殖阻害効果. 日本大農獣医学部学術研報, **51**, 158-163.

Miyata K. and Hattori A., 1986: Simple fractionation method for determination of phosphorus components in phytoplankton: Application to natural populations of surface water of Tokyo Bay. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.,* **42**, 255-265.

桃山和夫, 1988: クルマエビの種苗生産時に発生するバキュロウイルス性中腸腺壊死症（BMN）の伝染源. 魚病研究, **23(2)**, 105-110.

Montani S. and Okaichi T., 1982: Iron sediments and pore water of the Harima-Nada. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.,* **48(10)**, 1473-1479.

Montani S., Pithakpol S., and Tada K., 1998: Nutrient regeneration in coastal seas by *Noctiluca*

scintillans, a red tide-causing dinoflagellate. *J. Mar. Biotechnol.*, **6**, 224-228.

宗景志浩，木村晴保，村田　宏，森山貴光，田島健司，1991: 浦ノ内湾における湾外水の差込み現象と貧酸素水塊の消長について．日水誌，**57(9)**，1635-1643.

長井　敏，1995: 播磨灘産の大型珪藻*Coscinodiscus wailesii* Granの生活環と生態に関する研究，京都大学位論文，177pp.

Nagai K., Matsuyama Y., Uchida T., Yamaguchi M., Ishimura M., Nishimura A., Akamatsu S., and Honjo T., 1996: Toxicity and LD_{50} levels of the red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on juvenile pearl oysters. *Aquaculture,* **144**, 149-154.

Nagamori E., Honda H., Hanai T., Nakanishi K., Hata N., Masuda T., and Kobayashi T., 2001: Prediction of occurrence of *Heterocapsa circularisquama* red tide by mean of fuzzy neural network. *J. Chem. Eng. Jpn.,* **34(8)**, 998-1005.

長崎慶三，山口峰生，今井一郎，1999: 英虞湾から分離された海洋細菌　AA8-2　株の　*Heterocapsa circularisquama* に対する殺藻性に関する検討．日水誌，**66(4)**，666-673.

Nakamura Y. and Watanabe M. M., 1983: Growth characteristics of *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae) Part 1. Effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. *J. Oceanogr. Soc. Japan,* **39**, 110-114.

Nakamura Y., Suzuki S., and Hiromi J., 1995: Population dynamics of heterotrophic dinoflagellate during a *Gymnodinium mikimotoi* red tide in the Seto Inland Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* **125**, 269-277.

中西克之，増田　健，畑　直亜，山形陽一，2001: 英虞湾における底質汚染の現状と近年の進行状況．三重科学技術振興センター水産研究部研報，**10**，71-77.

日本水産学会，1977: 浅海養殖と自家汚染，水産学シリーズ21，恒星社厚生閣，東京，134 pp.

西島敏隆，1985: 沿岸海域におけるB群ビタミンの動態に関する研究．高知大農学部紀要，**43**，1-154.

西川哲也，宮原一隆，長井　敏，2002: 播磨灘産有害珪藻*Coscinodiscus wailesii* Granの光強度に対する増殖応答．日本プランクトン学会報，**49(1)**，1-8.

西川藤吉，1901: 赤潮に就て．動物学雑誌，**12**，127-133.

西川藤吉，1903: 再び赤潮に就て．動物学雑誌，**15**，347-353.

西岡　純，和田洋藏，今西裕一，1993: 久美浜湾における*Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) の出現について．京都海洋センター研報，**16**，43-49.

尾田方七，1935: *Gymnodinium Mikimotoi* Miyake et Kominami n. sp. (MS)の赤潮と硫酸銅の効果．動物学雑誌，**47**，35-48.

Oh S. J., Yamamoto T., Kataoka Y., Matsuda O., Matsuyama Y., and Kotani Y., 2002: Utilization of dissolved organic phosphorus by the two toxic dinoflagellates, *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). *Fish. Sci.,* **68**, 416-424.

Okaichi T., 1989: Red tide problems in the Seto Inland Sea, Japan. in "Red Tides" (ed. by Okaichi T., Anderson D. M., and Nemoto T.), Elsevier, New York, pp.137-142.

Okaichi T., Montani S., Higaki J., and Hasui A., 1989: The role of iron in the outbreaks of *Chattonella* red tide. in "Red Tides" (ed. by Okaichi T., Anderson D. M., and Nemoto T.), Elsevier, New York, pp.137-142.

岡市友利，1995: 日本の赤潮研究とその国際的役割．学術月報，**48(2)**，134-139.

岡市友利，1997:「赤潮の科学」(岡市友利編)，第二版，恒星社厚生閣，東京，pp.28-33.

岡本　研，1995: 浜名湖の植物プランクトン: 汽水性の強い内湾の事例として．水産海洋研究，**59**，175-179.

岡村金太郎，1916: 赤潮に就て．水産講習所試報，**12(5)**，26-41.

鬼塚正光，1989: 東京湾の貧酸素水塊．沿岸海洋研究ノート，**26**，99-100.

小野知足，吉松定昭，松岡　聡，吉田陽一，2000: 播磨灘南部におけるギムノディニウムおよびシャットネラの潮流による集積（短報）．日水誌，**65(6)**，118-119.

Osterhaus A. D., 1988: Seal death. *Nature,* **334(6180)**, 301-302.

Osterhaus A. D., Vedder E.J., 1988: Identification of virus causing recent seal deaths. *Nature,* **335(6185)**, 20.

大内　晟，高山晴義，1984: 赤潮図による*Gymnodinium* '65年型種赤潮の予察について．日水誌，**50(7)**，1201-1205.

大内　晟，1984: 広島湾の赤潮予察システムについて．

広島水試研報, **14**, 31-38.

大内 晟, 1986: フーリエ解析と重回帰モデルを用いた赤潮シミュレーション. 日水誌, **52(2)**, 203-207.

Pratt D. M., 1966: Competition between *Skeletonema costatum* and *Olisthodiscus luteus* in Naragansett Bay and in culture. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 447-455.

Reid T. and Wilson I., 1971: *E. coli* Alkaline Phosphatase, in "The Enzymes" (ed. by Boyer P.), Vol. IV, 3rd Ed., Academic Press, New York, 373 pp.

Reynolds C. S. and Smayda T. J., 1998: Principles of species selection and community assembly in the phytoplankton: Further explorations of the mandala. in "Harmful Algae" (ed. by Reguera B., Blanco J., Fernandez M. L., and Wyatt T.), Xunta de Galicia and IOC of UNESCO, Paris, pp.8-10.

Rosenberg R., Lindahl O., and Blanck H., 1988: Silent spring in the sea. *Ambio,* **17**, 289-290.

Sampayo M. D., 1998: *Polykrikos kofoidii* Chatton predation on *Gymnodinium catenatum* Graham and its effects. in "Harmful Algae" (ed. by Reguera B., Blanco J., Fernandez M.L., and Wyatt T.), Xunta de Galicia and IOC of UNESCO, pp.182-183.

佐藤利幸, 本田清一郎, 池内 仁, 1996: 福岡湾における*Gymnodinium mikimotoi*栄養細胞の季節変化. 福岡水産海洋技術センター研報, **5**, 51-58.

Scarratt A. M., Scarratt D. J., and Scarratt M. G., 1993: Survival of live *Alexandrium tamarense* cells in mussel and scallop spat under simulated transfer conditions. *J. Shellfish Res.,* **12(2)**, 383-388.

Schindler D. W., 1977: Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science,* **195**, 260-262.

Scholin C. A., Hallegraeff G. M., and Anderson D. M., 1995: Molecular evolution of the *Alexandrium tamarense* "species complex" (Dinophyceae): dispersal in the North American and West Pacific regions. *Phycologia*, **34**, 472-485.

関口勝司, 加賀勝昌, 加賀新之助, 緒方武比古, 2000: 微細藻類の培養ろ液が*Alexandrium tamarense*の増殖に及ぼす影響. 岩手水技セ研報, **2**, 43-49.

瀬戸内海環境保全協会, 1998: 瀬戸内海の環境保全, 環境庁水質保全局監修, 74 pp.

Shan Y., McKelvie I. D., and Hart B. T., 1994: Determination of alkaline phosphatase-hydrolyzable phosphorus in natural water systems by enzymatic flow injection. *Limnol. Oceanogr.,* **39**, 1993-2000.

塩川 司, 立石 賢, 飯塚昭二, 入江春彦, 1966: 1962年大村湾に発生した赤潮現象と水産被害について. 長崎大水産学部研報, **21**, 45-57.

Shirota A., 1989: Red tide problem and countermeasures. II *Int. J. Aqua. Fish. Technol.,* **1**, 195-223.

Shumway S. E., 1990: A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture. *J. World Aquaculture Soc.,* **21**, 65-104.

Smayda T. J., 1980: Phytoplankton succession. in "The Physiological Ecology of Phytoplankton" (ed. by Morris I.), Blackwell, Oxford, pp.493-570.

Smayda T. J. and Villareal T., 1989: The 1985 "brown tide" and the open phytoplankton niche in Narragansett Bay during summer. in "Novel Phytoplankton Blooms" (ed. by Cosper E. M., Bricelj V. M., and Carpenter E. J.), Springer-Verlag, New York, pp.159-187.

Smayda T. J., 1990: Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. in "Toxic Marine Phytoplankton" (ed. by Granéli E., Sundström B., Edler L., and Anderson D. M.), Elsevier, New York, pp.29-40.

Smayda T. J. and Reynolds C. S. 2001: Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Res.,* **23(3)**, 447-461.

Sommer U., 1985: Comparison between steady state and nonsteady state competition: Experiments with natural phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.,* **30**, 335-346.

Sommer U., 1989: The role of competition for resources in phytoplankton succession. in "Plankton Ecology: Succession in Plankton Comunities"(ed. by Sommer U.), Springer-Verlag, Berlin, pp.57-106.

Songsangjinda P., Matsuda O., Yamamoto T., Rajendran N., and Maeda H., 2000: The role of suspended oyster culture on nitrogen cycle in

Hiroshima Bay. *J. Oceanogr.*, **56**, 223-231.

Stockner J. G. and Shortreed K. S., 1988: Responce of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen: Phosphorus ratios in a lake fertilization experiment. *Limnol. Oceanogr.*, **33**(**6**), 1348-1361.

Strichland J. D. H. and Parsons T. R., 1972: A practical handbook of seawater analysis. 2nd ed, Bulletin of Fisheries Research Board of Canada, No. 167, 310pp.

水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 1996: 平成7年瀬戸内海の赤潮.

杉谷安彦, 1969: 瀬戸内海で採れたミドリイガイについて. ちりぼたん, **5**(**5**), 123-125.

Sullivan J. M. and Swift E., 2003: Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates. *J. Phycol.*, **39**(**1**), 83-94.

Suzuki K., Nakamura Y., and Hiromi J., 1999: Feeding by the small calanoid copepod *Paracalanus* sp. on heterotrophic dinoflagellates and ciliates. *Aquat. Microb. Ecol.*, **17**, 99-103.

多田邦尚, 門谷　茂, 岡市友利, 1987: 沿岸海水および間隙水中の溶存態核酸塩基. 地球化学, **21**, 1-6.

Takamura N., Otsuki A., Aizaki M., and Nojiri Y., 1992: Phytoplankton species shift accompanied by transition from nitrogen dependence to phosphorus dependence of primary production in lake Kasumigaura, Japan. *Arch. Hydrobiol.*, **124**(**2**), 129-148.

高岡高等学校, 1988: 宇佐湾・浦ノ内湾一帯における自然の研究第7報: 赤潮とアサリに関する研究, 高岡高等学校宇佐分校定時制郷土研究クラブ編, 28 pp.

Takatani T., Morita T., Anami A., Akaeda H., Kamijo Y., Tsutsumi K., and Noguchi T., 1998: Appearance of *Gymnodinium catenatum* in association with the toxification of bivalves in Kamea, Oita Prefecture, Japan. *J. Food Hyg. Soc. Japan*, **39**, 275-280.

武岡英隆, 橋本俊也, 柳　哲雄, 1988: ハマチ養殖場の物質循環モデル. 水産海洋研究会報, **52**(**3**), 213-220.

高杉由夫, 埜口英昭, 安田秀一, 1998: 広島湾における風による鉛直循環流と底泥プランクトンシスト分布. 水産海洋研究, **62**, 187-189.

高山晴義, 1986: 広島県沿岸に出現する赤潮生物－IV ナガサキハダカウズモ*Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi. 広島水試研報, **16**, 39-44.

高山晴義, 1993: 藻類の生活史集成, 第3巻, 堀　輝三編, 内田老鶴圃, 東京, pp.12-13.

竹内照文, 1994: 和歌山県田辺湾における赤潮渦鞭毛藻*Alexandrium catenella*の生態に関する研究. 和歌山水試特別研報, **2**, 1-88.

竹内照文, 小久保友義, 辻　泰俊, 本城凡夫, 1995: 田辺湾における*Gymnodinium mikimotoi*の群成長と流況による赤潮分布域の変化. 日水誌, **61**(**4**), 494-498.

竹内照文, 吉田陽一, 1999: 田辺湾における*Alexandrium catenella* の高密度発生と水質, 気象要因との関係. 日水誌, **65**(**5**), 826-832.

為石日出生, 高橋浩二, 2000: 日本近海における1980年代末以降の漁海況変動のシナリオ. 6. 日本近海における1980年代末以降の異常漁況. 水産海洋研究, **64**(**3**), 187-189.

田中勝久, 1995: 沿岸・河口域のリン循環過程におよぼす土壌物質の影響. 南西水研報, **28**, 73-119.

Tangen K., 1977: Bloom of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) in north European waters, accompanied by mortality in marine organism. *Sarsia*, **62**, 123-133.

谷本照巳, 星加　章, 三島康史, 1996: 江田島湾における懸濁粒子の季節変動. 中国工業技研報, **47**, 27-34.

樽谷賢治, 1999: 有毒渦鞭毛藻*Alexandrium tamarense*の増殖機構に関する生理生態学的研究. 瀬戸内水研報, **1**, 63-96.

Tarutani K., Nagasaki K., and Yamaguchi M., 2000: Viral impacts on total abundance and clonal composition of the harmful bloom-forming phytoplankton *Heterosigma akashiwo*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**, 4916-4920.

Tarutani K., Nagasaki K., Itakura S., and Yamaguchi M., 2001: Isolation of a virus infecting the novel shellfish-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Aqua. Microb. Ecol.*, **23**, 103-111.

寺田和夫, 池内　仁, 高山晴義, 1987: 冬期の周防灘で観察された*Gymnodinium nagasakiense*. 日本プランクトン学会報, **34**(**2**), 201-203.

杜多　哲, 阿保勝之, 本城凡夫, 山口峰生, 松山幸彦, 1993: 迫間浦における*Gymnodinium*赤潮の発生に及ぼす海水交換の影響. 海岸工学論文集, **40**, 996-

1000.

Uchida T., 1977: Excretion of a diatom-inhibitory substance by *Prorocentrum micans* Ehrenberg. *Jap. J. Ecol.*, **27**, 1-4.

Uchida T., 1992: Alkaline phsphatase and nitrate reductase activities in *Prorocentrum micans* Ehrenberg. *Bull. Plankton Soc. Jap.*, **38**, 85-92.

Uchida T., Yamaguchi M., Matsuyama Y., and Honjo T., 1995: The red-tide dinoflagellate *Heterocapsa* sp. kills *Gyrodinium instriatum* by cell contact. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **118**, 301-303.

Uchida T., Matsuyama Y., Yamaguchi M., and Honjo T., 1996: Growth interactions between a red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and some other phytoplankton species in culture. in " Harmful and Toxic Algal Blooms" (ed. by Yasumoto T., Oshima Y., and Fukuyo Y.), IOC of UNESCO, Paris, pp.369-372.

Uchida T., Toda S., Nakamura O., Abo K., Matsuyama Y., and Honjo T., 1998: Initial site of *Gymnodinium mikimotoi* blooms in relation to the seawater exchange rate in Gokasyo Bay, Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**(2), 129-137.

Uchida T., Toda S., Matsuyama Y., Yamaguchi M., Kotani Y., and Honjo T., 1999: Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory culture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **241**(2), 285-299.

Uchida T., 2001: The role of cell contact in the life cycle of some dinoflagellate species. *J. Plankton Res.*, **23**(8), 889-891.

Uchida T., Yamaguchi M., Matsuyama Y., and Honjo T., 2001: Effects of vitamins on the growth of the harmful red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* Horiguchi. *Bull. Fish. Environ. Inland Sea*, **3**, 83-88.

上田拓史, 岩崎　望, 内田卓志, 松山幸彦, 森山貴光, 宗景志浩, 1998: 高知県浦ノ内湾における渦鞭毛藻 *Prorocentrum sigmoides* Böhmの赤潮. 日本プランクトン学会報, **45**(2), 149-153.

上野福三, 長井　治, 1973: 伊勢湾中央部の底泥抽出物および海水が*Heterosigma inlandica* Hadaに与える増殖促進効果の季節変化. 日本プランクトン学会報, **19**(2), 39-45.

梅森龍史, 堀越増興, 1991: 東京湾西岸におけるミドリイガイの冬期死亡と生残の区域差. *La Mar*, **29**, 103-107.

Usup G., Kulis D. M., and Anderson D. M., 1994: Growth and toxin production of the toxic dinoflagellate *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* in laboratory cultures. *Nat. Toxins*, **2**(5), 254-262.

Usup G. and Azanza R. V., 1998: Physiology and bloom dynamics of the tropical dinoflagellate *Pyrodinium bahamense*. in "Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms" (ed. by Anderson D. M., Cembella A. D., and Hallegraeff G. M.), Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp.81-94.

Uye S. and Takamatsu K., 1990: Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**, 97-107.

和歌山県水産試験場, 1986: 昭和59年熊野灘海域に発生したギムノディニウム・ナガサキエンセ赤潮に関する調査報告書, 水産庁・三重県・和歌山県編, 140pp.

渡辺　信, 中村泰男, 1984: 赤潮鞭毛藻*Heterosigma akashiwo* Hadaの増殖特性. 1. 増殖に及ぼす水温, 塩分, 照度, pHの影響. 国立公害研報, **63**, 51-58.

Wilkins N. P., Fujino K., and Gosling E. M., 1983: The mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in Japan. *Biol. J. Linn. Soc.*, **20**, 365-374.

山口峰生, 1994: *Gymnodinium nagasakiense*の赤潮発生機構と発生予知に関する生理生態学的研究. 南西水研報, **27**, 251-394.

山口峰生, 1995: 広島湾海底泥における有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense*および*A. catenella*シストの現存量と水平・鉛直分布. 日水誌, **61**(5), 700-706.

山口峰生, 1996: *Chattonella verruculosa*と*Heterocapsa circularisquama*の栄養塩利用特性. 渦鞭毛藻・ラフィド藻等新型赤潮の発生機構と予測技術の開発に関する研究, 平成7年度研究報告書, pp.5-9.

山口峰生, 1997: 新型赤潮生物*Chattonella verruculosa*と*Heterocapsa circularisquama*の増殖生理特性. 渦鞭毛藻・ラフィド藻等新型赤潮の発生機構と予

測技術の開発に関する研究，平成8年度研究報告書，pp.7-14.

Yamaguchi M., Itakura S., Nagasaki K., Matsuyama Y., Uchida T., and Imai I., 1997: Effects of temperature and salinity on the growth of the red tide flagellates *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). *J. Plankton Res.*, **19**(**8**), 1167-1174.

山口峰生，1998: 新型赤潮生物*Heterocapsa circularisquama*の増殖特性と細胞分裂指数による増殖速度の推定，渦鞭毛藻・ラフィド藻等新型赤潮の発生機構と予測技術の開発に関する研究，平成9年度研究報告書，pp.7-12.

Yamaguchi M., Itakura S., and Uchida T., 2001: Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the 'novel red tide' dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). *Phycologia*, **40**(**3**), 313-318.

山本民次，大中澄美子，1999: 三河湾と志摩度会海域における赤潮発生の特徴ー湾の形状と環境特性による検討．*J. Fac. Appl. Biol. Sci. Hiroshima Univ.*, **38**, 47-57.

山本民次，橋本俊也，松田　治，多田邦尚，1999: 瀬戸内海における植物プランクトン態N:P比とその変動要因．水産海洋研究，**63**(**3**), 6-13.

山本民次，芳川　忍，橋本俊也，高杉良由夫，松田　治，2000: 広島湾北部海域におけるエスチュアリー循環過程．沿岸海洋研究，**37**(**2**), 111-118.

Yamamoto T. and Okai M., 2000: Effects of diffusion and upwelling on the formation of red tides. *J. Plankton Res.*, **22**(**2**), 363-380.

山本民次，橋本俊也，辻けい子，松田　治，樽谷賢治，2002: 1991～2000年の広島湾海水中における親生物元素の時空間的変動，特に植物プランクトン態C:N:P比のレッドフィールド比からの乖離．沿岸海洋研究，**39**(**2**), 136-169.

Yamamoto T., Oh S. J., and Kataoka Y., 2002: Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) isolated from Hiroshima Bay, Japan. *Fish. Sci.*, **68**(**2**), 356-363.

Yamamoto T., Seike T., Hashimoto T., and Tarutani K., 2002: Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in Hiroshima Bay, Japan. *J. Plankton Res.*, **24**(**1**), 33-47.

Yamamoto T. and Seike T., 2003: Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in Hiroshima Bay, Japan. II. Sensitivity to physical and biological parameters. *J. Plankton Res.*, **25**, 63-81.

山本千裕，田中義興，1990: 福岡湾で発生した2種類の有害赤潮プランクトンについて．福岡水試研報，**16**, 43-44.

矢持　進，1993: 水域別の水産生物に及ぼすN:P比の影響ー大阪湾，吉田陽一（編），水域の窒素: リン比と水産生物，水産学会シリーズ95，恒星社厚生閣，東京，pp.84-95.

柳　哲雄，1997: 赤潮発生の物理・化学環境，「赤潮の科学」（岡市有利編），第二版，恒星社厚生閣，東京，pp.149-159.

Yang Z. B., Hodgkiss I. J., and Hansen G., 2001: *Karenia longicanalis* sp. nov. (Dinophyceae): a new bloom-forming species isolated from Hong Kong, May 1998. *Bot. Mar.*, **44**, 67-74.

Yang Z. B., Takayama H., Matsuoka K., and Hodgkiss I. J., 2001: *Karenia digitata* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new harmful algal bloom species from the coastal waters of west Japan and Hong Kong. *Phycologia*, **39**(**6**), 463-470.

Yin K., Harrison P. J., Chen J., Huang W., and Qian P. Y., 1999: Red tides during spring 1998 in Hong Kong: is El Niño responsible?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **187**, 289-294.

吉田陽一，2000: 異常発生植物プランクトンの諸特性とその発生機構（総説）．日水誌，**66**(**3**), 395-411.

吉田雄一，宮本政秀，1995: 1994年に楠浦湾に発生した*Heterocapsa circularisquama*赤潮の消長と日周変化について．熊本水産研究センター研報，**3**, 31-35.

吉松定昭，1992: 瀬戸内海における赤潮生物特に渦鞭毛藻類*Alexandrium*属2種，ラフィド藻類3種の生活史に関する研究．香川赤潮研報，**4**, 1-90.

吉松定昭，1998: 赤潮生物の生理生態．日本海水学会誌，**52**(**4**), 195-201.

水研センター研報，第7号，106－118，平成15年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 7, 106-118, 2003

水産総合研究センターにおける2001年度論文等の発表リスト

Abe K., 2001: Cd in the western equatorial Pacific. *Mar. Chem.,* **74**, 197-211.

Abe K., 2001: Regeneration of Cd, P, and N on the continental shelf of the East China Sea in summer. *Bull. Fifh. Res. Agen.,* **3**, 27-29.

Adachi M., Matsubara T., Okamoto R., Nishijima T., Itakura S., and Yamaguchi M., 2001: Infibition of cyst formation in the toxic dinoflagellate *Alexandrium* (Dinophyceae) by bacteria from Hiroshima Bay, Japan. *Aquat. Microbial Ecol.,* **26**, 223-233.

阿保勝之，杜多 哲，2001: アコヤガイの生理と餌料環境に基づく養殖密度評価モデル．水産海洋研究，**65**, 135-144.

阿保勝之，2001: 三重県五ヶ所湾の魚類養殖場に発生する貧酸素水塊．農業気象学会東海支部報，**59**, 53-58.

赤松友成，2001: イルカの聴覚．海洋音響学会誌，**28(2)**, 91-94.

Akamatsu T., Wang D., Wang K., and Wei Z., 2001: Comparison between visual and passive acoustic detection of finless porpoises in the Yangtze River, China. *J. Acoustical Soc. America,* **109**, 1723-1727.

赤嶺達郎，2002: 枠どり法とPetersen法の区間推定における伝統的統計学とベイズ統計学との比較．水研センター研報，**2**, 25-34.

安藤 忠，長澤寛道，2002: Development of a time-resolved fluoroimmunoassay for insulins and its application to monitoring of insulin secretion by feeding in the barfin flounder, *Verasper moseri. Gen. Comp. Endocrinol.,* **125**, 365-374.

Aoyagi K., Dijkstra J.M., Xia C., Denda I., Ototake M., Hashimoto K., and Nakanishi T., 2002: Classical MHC class I gene composed of highly divergent sequence lineages share a single locus in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Immunol.,* **168**, 260-273.

Araki K., Okamoto H., Graveson A., and Nagoya H., 2001: Analysis of haploid development based on expression patterns of developmental genes in medaka *Oryzias lapites. Develop. Growth Different.,* **43**, 591-599.

Azuma T., 2001: Can water flow induce an excellent growth of fish; Effects of water flow on growth of juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou. World Aquaculture,* **32**, 26-29.

Chow S. and Sandifer P. A., 2001: Sperm-egg interaction in the palaemonid shrimp *Palaemonetes vulgaris. Fish.Sci.,* **67(2)**, 370-372.

Dijkstra J. M., Okamoto H., Ototake M., and Nakanishi T., 2001: Luciferase expression 2 years after DNA injection in glass catfish (*Kryptopterus bicirrhus*). *Fish Shellfish Immunol.,* **11**, 199-202.

Dijkstra J. M., Fischer U., Sawamoto T., Ototake M., and Nakanishi T., 2001: Exogenous antigens and the stimulation of MHC class I restricted cell-mediated cytotoxicity: Possible strategies for fish vaccines. *Fish Shellfish Immunol.,* **11**, 437-458.

Falandysz J., Ichihashi H., Szymcyk K., Yamasaki S., and Mizera T., 2001: Metallic elements and metal poisoning among white-tailed sea eagles from the Baltic south coast. *Mar. Poll. Bull.,* **42(11)**, 1190-1193.

Falandysz J., Szymcyk K., Ichihashi H., Bielawski L., Gucia M., Frankowska A., and Yamasaki S., 2001: ICP/MS and ICP/AES elemental analysis (38 elements of edible wild mushrooms growing in Poland. *Food Additives Contaminants,* **18**, 503-513.

Fortier M., Fortier L., Hattori H., Saito H., and Legendre L., 2001: Visual predators and the diel vertical migration of copepods under Arctic sea ice during the midnight Sun. *J. Plankton Res.,* **23**, 1263-1278.

Friendland K. D., Walker R. V., Davis N. D., Myers K. W., Boehlert G. W., Urawa S., and Ueno Y., 2001: Open Ocean orientation and return migration routes of chum salmon based on temperature data from data shortage tags. *Mar. Biol.,* **138**, 1011-1019.

Fujii K., Urano N., Ushio H., Satomi M., and Kimura S., 2001: *Sphingomonas cloacae* sp. nov., a nonylphenol-degrading bacterium isolated from wastewater of a sewage-treatment plant in Tokyo. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.,* **51**, 603-610.

Fujiwara A., Nishida-Umehara C., Sakamoto T., Okamoto N., Nakayama I., and Abe S., 2001: Improved

fish lymphocyte culture for chromosome preparation. *Genetica,* **111**, 77-89.

Fukuda M., Sako H., Shigeta T., and Shibata R., 2001: Relationship between growth and biochimical indices in laboratory-reared juvenile Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*), and its application to wild fish. *Mar. Biol.,* **138**, 47-55.

福田　裕，2002: 中国淡水魚から冷凍すり身の開発．食品工業，**45(2)**, 57-67.

舩津保浩，川崎賢一，袁　春紅，内田基晴，里見正隆，福田　裕，2002: 醤油麹および乳酸菌を用いて調製した中国ハクレン魚醤油と中国市販魚醤油の揮発性成分の比較．日本食品化学工学会誌，**49**, 106-118.

Gen K., Okuzawa K., Kumakura N., Yamaguchi S., and Kagawa H., 2001: Correlation between messenger RNA expression of cytochrome P450 aromatase and its enzyme activity during oocyte development in the red seabream (*Pagrus major*). *Biol. Reprod.,* **65**, 1186-1184.

Guruge K. S., Tanaka H., and Tanabe S., 2001: Concentration and toxic potential of polychlorinated biphenyl congeners in migratory oceanic birds from the North Pacific and the Southern Ocean. *Mar. Environ. Res.,* **52**, 271-288.

Guruge K. S., Watanabe M., Tanaka H., and Tanabe S., 2001: Accumulation status of persisitent organochlorines in albatrosses from the North Pacific and the Southern Ocean. *Environ. Poll.,* **114**, 389-398.

箱山　洋，2001: 絶滅リスク評価．水環境学会誌，**24**, 279-282.

Hanamura, Y. and Kase, T., 2001: A new species of Heteromysoides (Mysidacea: Mysidae) from submarine caves of Okinawa, southwestern Japan. *Crust. Res.,* **30**, 65-71.

花村幸生，2001: 沿岸生態系におけるアミ類の役割と研究の意義．月刊海洋，**号外27**, 131-140.

Hara M. and Sekino M., 2001: Genetic and breeding science of abalone and their applicaton to the aquaculture techniques. *Suisanzoshoku,* **49(2)**, 123-126.

Hashimoto H., Mizuta A., Okada N., Suzuki T., Tagawa M., Tabata K., Yokoyama Y., Sakaguchi M., Tanaka M., and Toyohara H., 2002: Isolation of a Japanese flounder clonal line, reversed, which exhibits reversal of metamorphic left-right asymmetry. *Mech. Dev.,* **111**, 17-24.

Hayashi A., Kawaguchi K., Watanabe H., and Ishida M., 2001: Daily growth increment formation and its lunar periodicity in otoliths of the myctophid fish *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae). *Fish. Sci.,* **67**, 811-817.

Hayashi A. and Watanabe H., 2001: Growth of *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the Kuroshio and transitional waters. *Fish. Sci.,* **67**, 983-984.

広田祐一，長谷川誠三，2001: 日本海における動物プランクトン現存量のデータ．月刊海洋，**号外27**, 32-38.

本多　仁，梨田一也，阪地英男，2001: 土佐湾における底魚類の生態と資源動向．水産工学，**38**, 93-94.

本多　聡，2001: 漁業者アンケートに基づく北海道太平洋沿岸におけるスケトウダラ0歳魚の分布および移動．水研センター研報，**2**, 1-14.

堀　英夫，立石晶浩，山田　久，2001: 海産動物プランクトンによる有害物質急性毒性試験法の開発．環境毒性学会誌，**4(2)**, 73-86.

堀　英夫，立石晶浩，山田　久，2002: クルマエビ及びアシナガモエビモドキに対する有機スズ化合物、農薬及び6価クロムの急性毒性－脱皮及び水温等の試験条件による変動．日水誌，**68(1)**, 29-36.

堀　英夫，立石晶浩，山田　久，2002: 閉鎖循環式試験水槽を用いた長期飼育試験による有機スズ化合物のクルマエビへの生物濃縮．日水誌，**68(1)**, 37-45.

Hu F., Oozeki Y., Tokai T., and Matuda K., 2001: Scale model of a new midwater trawl system for sampling pelagic larval and juvenile fish. *Fish. Sci.,* **67**, 254-259.

一井太郎，2001: 漁業資源としてのナンキョクオキアミに関する世界の動き．月刊海洋，**号外27**, 244-251.

Ichihashi H., Kohno H., Kannan K., Tsumura A., and Yamasaki S., 2001: Multielemental analysis of purpleback flying squid using high resolution inductively coupled plasma mass spectrometry (HR ICP-MS). *Environ. Sci. Technol.,* **35**, 3103-3108.

Ichihashi H., Nakamura Y., Kannan K., Tsumura A., and Yamasaki S., 2001: Multielemental concentrations

in tissues of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.,* **41**, 483-490.

Ichimi K., Suzuki T., and Yamasaki M., 2001: Non-selective retention of PSP toxins by the mussel *Mytilus galloprovincialis* fed with the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. *Toxicon,* **39(12)**, 1917-1921.

Ichimi K., Yamasaki M., Okumura Y., and Suzuki T., 2001: The growth and cyst formation of a toxic dinoflagellate, *Alexandrium tamarense*, at low. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **261(1)**, 17-29.

井口恵一朗，淀　太我，松原尚人，2001: 移植されたコクチバスの繁殖特性．水産増殖，**49**, 157-160.

井口恵一朗，北野　聡，松原尚人，2001: モルフォメトリーによるイワナ・カワマス間の種判別．水研センター研報，**1**, 1-5.

飯島憲章，植松一眞，下川真理子，石井裕子，大嶋雄治，藤井一則，橋本伸哉，原 彰彦，山田　久，2001: 瀬戸内海周防灘及び広島湾のマコガレイに対するエストロジェン様内分泌撹乱物質の影響実態．環境毒性学会誌，**4(1)**, 45-53.

池田久美子，南　卓志，山田　久，小山次朗，2002: 日本海底層の食物網における有機スズ化合物の生物濃縮．環境化学，**12(1)**, 105-114.

Ikuta K., Munakata A., Aida K., Amano M., and Kitamura S., 2001: Effects of low pH on upstream behavior in land-locked sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Water Air Soil Pollution,* **130**, 99-106.

Imada N., Honjo T., Shibata H., Oshima Y., Nagai K., Matsuyama Y., and Uchida T., 2001: The quantities of *Heterocapsa circularisquama* cells transferred with shellfish consignments and the possibility of its establishment in new areas, Harmful Algal Blooms 2000, Hallegraeff, G. M., Blackburn, S. l., Bolch, C. J., Lewis, R. J. (eds), IOC of UNESCO, Paris, pp.474-476.

稲掛伝三，2001：アーカイバルタグから得られたクロマグロ幼魚の回遊経路と海洋環境．海洋と生物，**23**, 547-552.

Inagawa H., Kuroda A., Nishizawa T., Honda T., Ototake M., Yokomizo Y., Nakanishi T., and Soma G., 2001: Cloning and characterisation of tandem-repeat type galectin in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fish Shellfish Immunol.,* **11**, 217-231.

井上喜洋，木下弘実，2002: ソフト・トロール漁具開発．水工研技報，**24**, 15-26.

井上喜洋，本田　勤，2002: 原釜型底曳選択網の構造について．水工研技報，**24**, 27-30.

板倉　茂，2001: 内湾における水質環境の変化と植物プランクトン生態系．月刊海洋，**33(6)**, 393-398.

板倉　茂，2001: 浮遊珪藻類の消長と休眠期細胞．日本プランクトン学会誌，**48**, 101-103.

Itakura S. and Yamaguchi M., 2001: Germination characteristics of naturally occurring cysts of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Hiroshima Bay, Inland Sea of Japan. *Phycologia,* **40**, 263-267.

Itakura S., Yamaguchi M., Yoshida M., and Fukuyo, Y., 2002: The seasonal occurrence of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) vegetative cells in Hiroshima Bay, Japan. *Fish. Sci.,* **68(1)**, 77-86.

Ishida Y., Yano A., Ban M., and Ogura M., 2001: Vertical movement of a chum salmon *Oncorhynchus keta* in the western North Pacific Ocean as determined by a depth-recording archival tag. *Fish. Sci.,* **67**, 1030-1035.

Ishihi Y., Yamada Y., Ajisaka T., and Yokoyama H., 2001: Distribution of stable carbon isotope ratio in *Sargassum* plants. *Fish. Sci.,* **67**, 367-369.

石田行正，谷野　章，伴　真俊，小倉未基，2001: Vertical movement of a chum salmon *Oncorhynchus keta* in the western North Pacific Ocean as determined by a depth-recording archival tag. *Fish. Sci.,* **67**, 1030-1035.

Itaya K., Fujimori Y., Shiode D., Aoki I., Yonezawa T., Shimizu S., and Miura T., 2001: Sampling performance and operational quality of a frame trawl used to catch juvenile fish. *Fish. Sci.,* **67(3)**, 436-443.

伊藤祐子，林　育夫，2001: 日本海の浅海岩礁域で優占する植食性巻貝3種の日周行動．日水誌，**67(6)**, 1089-1096.

Ivanova E. P., Shevchenko L. S., Sawabe T., Lysenko A. M., Svetashev V. I., Gorshkova N. M., Satomi M., Christen R., and Mikhailov V. V., 2002: *Pseudoalteromonas maricaloris* sp. nov., isolated from an Australian sponge, and reclassification of [*Pseudoalteromonas aurantia*] NCIMB 2033 as *Pseudoalteromonas flavipulchra* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.,* **52**, 263-271.

Iwasaki T. and Kubo, N., 2001 : Northbound migration of a humpback whale *Megaptera novaeangliae* along the Pacific coast of Japan. *Mammal study,* **26(1)**, 77-82.

岩崎俊秀，木白俊哉，加藤秀弘，2001: 小型鯨類の管理．海洋と生物，**23(3)**, 254-263.

岩崎俊秀，2001: 小型鯨類の衛星追跡．海洋と生物，**23(6)**, 559-564.

Kagawa H., Ohta H., and Tanaka H., 2001: Recent progress of research on larvae production of Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Suisanzoushoku,* **49**, 127-132.

梶原直人，2001: デジタルフォースゲージを用いた新潟県沿岸域における海底泥の硬度測定結果について．水産工学，**38(2)**, 179-184.

角埜　彰，藤井一則，小山次朗，2001: ジャワメダカ(*Oryzias javannicus*)における生殖腺の発達と雌雄判定．水研センター研報，**1**, 35-37.

角埜　彰，藤井一則，小山次朗，2001: ノニルフェノールのマミチョグ仔稚魚への影響．環境毒性学会誌，**4(1)**, 55-66.

神山孝史，2001: 沿岸域における繊毛虫プランクトンの生態－出現特性と役割．月刊海洋，**号外27**, 54-61.

Kamiyama T., Takayama H., Nishii Y., and Uchida T., 2001: Grazing impact of the field ciliate assemblage on a bloom of the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Plankton Biol. Ecol.,* **48**, 10-18.

Katano O., Aonuma Y., and Matsubara N., 2001: The Use of artificial temporary systems with and without shelters by Japanese dace *Tribolodon hakonensis*. *Fish. Sci.,* **67**, 36-45.

Katano O. and Aonuma Y., 2001: Negative effect of ayu on tne growth of omnivorous pale chub in experimental pools. *J. Fish. Biol.,* **58**, 1371-1382.

片野　修，細谷和海，井口恵朗，青沼佳方，2001: 千曲川流域３タイプの水田間の魚類相の比較．魚雑，**48**, 19-25.

片野　修，青沼佳方，2001: コクチバスによって捕食されるウグイの最大体長．日水誌，**67** (**5**), 866-873.

加藤秀弘，2001: 世紀を越えたシロナガスクジラ．海洋と生物，**23(2)**, 105.

加藤秀弘，2001: 我が国における鯨類資源研究の方向性．海洋と生物，**23(3)**, 220-223.

Katoh M. and Tokimura M., 2001: Genetic and morphological identification of *Sebastiscus tertius* in the East China Sea (Scorpaeeniformes: Scorpaenidae). *Ichtyol. Res.,* **48**, 247-255.

加藤充宏，渡邊千夏子，2001: マサバとゴマサバの成熟・産卵・食性．水産海洋研究，**65**, 204-205.

川口　創，2001: ナンキョクオキアミ研究－最近のトピックスから－．月刊海洋，**号外27**, 147-155.

Kawaguchi S., Shiomoto A., Imai K., Tsuruga Y., Yamaguchi H., Noiri Y., Iguchi N., and Kameda T., 2001: A possible explanation for the dominance of chlorophyll in pico and nano-size fractions in the waters around the South Shetland Islands. *Ocean Polar Res.,* **23**, 379-388.

川原重幸，2001: 生態系と鯨類．海洋と生物，**23(3)**, 250-253.

川俣　茂，2001: 北日本沿岸におけるウニおよびアワビの摂食に及ぼす波浪の影響とその評価．水研センター研報，**1**, 59-107.

Kawamura T., Takami H., Roberts R., and Yamashita Y., 2001: Radula development in abalone, *Haliotis discus hannai* from larva to adult in relation to feeding transitions. *Fish. Sci.,* **67(4)**, 596-605.

Kawamura K., Ueda T., Arai R., Nagata Y., Saitoh K., Ohtaka H., and Kanoh Y., 2001: Genetic introgression by the rose bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus*, into the Japanese rose bitterling, *R. o. kurumeus* (Teleostei: Cyprinidae). *Zool. Sci.,* **18**, 1027-1039.

Kawamura K., Nagata Y., Ohtaka H., Kanoh Y., and Kitamura J., 2001: Genetic diversity in the Japanese rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus* (Teleostei: Cyprinidae). *Ichthyol. Res.,* **48**, 369-378.

川西　澄，水野博史，内田卓志，2001: 1.5MHz超音波ドップラー分布計を用いた感潮域における懸濁粒子の動態観測．海岸工学論文集，**48**, 1096-1100.

川西　澄，水野博史，高杉由夫，内田卓志，2001: 秋季の広島湾北部域における音響散乱と底層濁度の変動特性．土木学会論文集，**691(Ⅱ-57)**, 143-151.

川西　澄，水野博史，松山幸彦，長井　敏，小谷祐一，2002: 広島湾北部域における底層懸濁粒子からの音響散乱特性超音波ドップラー分布計による底層濁度と体積濃度の測定可能性について．海の研究，**11(2)**, 285-293.

Kawasaki Y., Yasuda I., Hiroe Y., Komatsu K., Kawasaki K., Joyce T.M., and Bahr F., 2001: Hydrographic structure and transport of the Oyashio south of Hokkaido and the formation of North Pacific Intermediate Water. *J. Geophys. Res.,* **106(C4)**, 6931-6942.

Kim D., Okamoto T., Oda T., Tachibana K., Lee K. S., Ishimatsu A., Matsuyama Y., Honjo T., and Muramatsu T., 2001: Possible involvement of the glycocalyx in the ichthyotoxicity of *Chattonella*

marina (Raphidophyceae): immunological approach using antiserum against cell surface structures of the flagellate. *Mar. Biol.,* **139**, 625-632.

Kim D., Sato Y., Oda T., Muramatsu T., Matsuyama Y., and Honjo T., 2001: Specific toxic effect of dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.,* **64**(**12**), 2719-2722.

Kim D., Sato Y., Miyazaki Y., Oda T., Muramatsu T., Matsuyama Y., and Honjo T., 2002: Comparison of hemolytic activities among strains of *Heterocapsa circularisquama* isolated in various locatities in Japan. *Biosci. Biotechnol. Biochem.,* **64**(**2**), 453-457.

木下政人，田中　実，山下倫明，2001: トランスジェニックフィッシュ系統の作出とプロモーター解析．蛋白質核酸酵素，**45**, 2954-2961.

Kishi M. J., Motono H., Kashiwai M., and Tsuda, A., 2001: Ecological-physical coupled model with vertical migration of zooplankton in Northwestern Pacific. *J. Oceanogr.* **57**, 499-508.

木白俊哉，2001: ハクジラ類の年齢査定．海洋と生物，**23**(**4**), 377-382.

Kitagawa T., Yoshioka M., Kashiwagi M., and Okazaki T., 2001: Population structure and local differentiation in the delicata loach, *Niwaella delicata*, as revealed by mitochondrial DNA and morphological analyses. *Ichthyol. Res.,* **48**, 127-135.

Kitaguchi H., Hiragushi N., Mitsutani A., Yamaguchi M., and Ishida Y., 2001: Isolation of an algicidal marine bacterium with activity against the harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). *Phycologia,* **40**, 275-279.

Kitamura S. and Ikuta K., 2001: Effects of acidification on salmonid spawning behavior. *Water Air Soil Pollut.,* **130**, 875-880.

小林　学，中山哲巖，宮地健司，槙本一徳，金城哲男，篠田邦裕，佐藤勝弘，2001: リーフ上の防波堤に作用する波圧に関する実験的研究．海岸工学論文集，**48**, 826-830.

Kogure Y., 2001: Depth/substrate relationships of echinoderms, off NW Hokkaido Island, Japan Sea. *Proc. 10th International Echinoderms Conf. 2000*, 25-30.

小泉喜嗣，市川　衛，田村成男，内田卓志，2001: 愛知県下波湾で観察された渦鞭毛藻*Gonyaulax polygramma* Steinの日周鉛直移動．水産海洋研究，**65**, 131-134.

Kojima S., Segawa R., Hayashi I., and Okiyama M., 2001: Phylogeography of a deep-sea demersal fish, *Bothrocara hollandi*, in the Japan Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* **217**, 135-143.

小松幸生，増田　章，2001: 沿岸域における風波成分波間の非線形エネルギー伝達．水研センター研報，**1**, 7-21.

小西光一，2001: 幼生研究のための小テクニック集（2）幼生飼育についてのFAQ．*Cancer,* **10**, 1-7.

奥石裕一，大坂幸男，林　宗徳，佐野元彦，村井武四，2001: 有明海湾奥東部海域におけるデンベエシタビラメ0歳魚の分布と成長．水研センター研報，**1**, 23-34.

Kosuge T. and Davie P. J. F., 2001: Redescription of *Macrophthalmus boteltobagoe and M. holthuisi* with notes on their ecology (Brachyura: Ocypodidae). *J. Crustacean Biol.,* **21**, 545-555.

Kubota M., Kinoshita M., Kubota S., Yamashita M., Toyohara H., and Sakaguchi M., 2001: Possible implication of metalloproteases in post-mortem tenderiztion of fish muscle. *Fish. Sci.,* **67**, 965-968.

Kuo J., Shibuno T., Kanamoto Z., and Noro T., 2001: *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. *f.* from a submarine hot spring in southern Japan. *Aquatic Botany,* **70**, 329-335.

Kuramochi T., Wakao H., Terasawa F., Hagiwara S., Miyauchi Y., Akamatsu T., Yamada K. T., Koda Y., Sakai T., Inaba N., and Yoshida Y., 2001: Stomach nematodes of the family anisakidae collected from cetaceans stranded on or incidentally caught off the coasts of the Kanto disticts and adjoining areas. *Mem. Natn. Sci. Mus.,* **37**, 177-192.

Kurata K., Minami H., and Kikuchi E., 2001: Stable isotope analysis of food sources for salt marsh snails. *Mar. Ecol. Prog. Series,* **223**, 167-177.

黒木洋明，2001: マアナゴレプトケパルスの沖合・外洋域での分布と接岸回遊．月刊海洋，**33**, 540-543.

Kurihara T., Kosuge T., Kobayashi M., Katoh M., and Mito K., 2001: Spatial and temporal fluctuations in

densities of gastropods and bivalves on subtropical cobbled shores. *Bull. Mar. Sci.,* **68**(**3**), 409-426.

Kurihara T., 2002: Spatial and temporal fluctuation in the density of the intertidal limpet, *Patelloida striata* Quoy & Gaimard, on subtropical cobbled shores. *J. Molluscan Studies,* **68**, 83-90.

桑原久実，金田友紀，清川哲史，中山哲巖，2001: ウニの侵入を制御する空気ポケットフェンスの開発．海岸工学論文集，**48**, 1261-1265.

桑原久実，川井唯史，金田友紀, 2001: 北海道南西部磯焼け海域におけるホソメコンブ群落の形成機構. 水産工学，**38**(**2**), 159-165.

前野幸男，伊東尚史，釜石　隆，森実庸男，中島員洋，2001: 大量死を伴う異常アコヤガイの血球像の変化．魚病研究，**36**, 225-230.

松岡正信，2001: マイワシ卵のふ化率および摂餌開始期生残率に及ぼす低水温の影響．日水誌，**67**(**5**), 894-895.

松岡正信，2001: 天然マダイ仔稚魚の鼻孔隔皮形成過程．日水誌，**67**(**5**), 896-897.

松岡正信，小西芳信，2001: 1979～1995年の九州周辺海域におけるマイワシの産卵量と分布．水産海洋研究，**65**(**2**), 67-73.

Matsuoka M., 2001: Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.,* **67**(**6**), 1036-1045.

松岡正信，小西芳信，2001: 1979～1995年の九州周辺海域におけるマイワシの産卵量と分布．水産海洋研究，**65**(**2**), 67-73.

松岡正信，宮地邦明，加藤　修，2002: 薩南海域におけるマイワシとカタクチイワシの産卵水深に関する観察例．水研センター研報，**2**, 15-23.

松村貴晴，岡本俊治，黒田伸郎，浜口昌巳，2001: 三河湾におけるアサリ浮遊幼生の時空間分布－間接蛍光抗体法を用いた解析の試み－．日本ベントス学会誌，**56**, 1-8.

松浦　勉，2001: 沖合底びき網漁船におけるトン数階層変動の分析．地域漁業研究，**41**(**2**),1-16.

Matsuyama Y., Uchida T., Honjo T., and Shumway S. E., 2001: Impacts of the harmful dinoflagellate, *Heterocapsa circularisquama*, on shellfish aquaculture in Japan. *J. Shellfish Res.,* **20**(**3**), 1269-1272.

Matsuyama Y., Usuki H., Uchida T., and Kotani Y., 2001: Effects of harmful algae on the early planktonic larvae of the oyster, *Crassostrea gigas*, Harmful Algal Blooms 2000, Hallegraeff G. M., Blackburn S. I., Bolch C. J., Lewis R. J. (eds), IOC of UNESCO, Paris, pp.411-414.

McFarlane G., Krovnin A., Megley B.,and Yatsu A., 2001: BASS/MODEL workshop on higher trophic level modeling. *PICES Sci. Rep.,* **17**: 115-119.

目黒清美，梨田一也，三谷卓美，西田　宏，川端　淳，2001: マサバとゴマサバの回遊２－成魚. 水産海洋研究, **66**(**4**): 202.

南川真吾，2001: マイクロデータロガーによるアカウミガメの潜水行動の研究．海洋と生物，**23**, 553-558.

三谷卓美，上原伸二，石田　実，2001: 土佐湾及び周辺海域の浮魚資源．水産工学，**38**(**1**), 94-95.

Mito K., Nishimura A., Yanagimoto T., and Katakura S., 2001: Interannual variability in growth of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the central Bering Sea. *Fish. Oceanogr.,* **10**(**4**), 367-375.

宮本政秀，吉田雄一，河邊　博，松山幸彦，高山晴義，2002: 1995年に羊角湾に発生した渦鞭毛藻 *Gyrodinium* sp. の赤潮: 発生期の環境特性と養殖魚への影響．日水誌，**68**(**2**), 157-163.

宮下富夫，2001: 日本の鯨類目視調査の現状と将来．海洋と生物，**23**(**3**), 264-268.

Morishima K., Nakayama I., and Arai K., 2001: Microsatellite-centromere mapping in the loach, *Misfurus anguilli caudatus*. *Genetica,* **111**, 59-69.

Moteki M., Arai M., Tsuchiya K., and Okamoto H., 2001: Composition of piscine prey in the diet of large pelagic fish in the eastern tropical Pacific Ocean. *Fish. Sci.,* **67**, 1063-1074.

Munakata A., Amano M., Ikuta K., Kitamura S., and Aida K., 2001: The involvement of sex steroid hormones in downstream and upstream migratory behaviors on masu salmon. *Biochem. Physiol.,* **129B**, 661-669.

Munakata A., Amano M., Ikuta K., Kitamura S. and Aida K., 2002: The effects of testosterone on upstream migratory behavior in masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Gen. Comp. Endocrinol.,* **125**, 365-374.

Murase H., Matsuoka K., Ichii T., and Nishiwaki S., 2002: Relationship between the distribution of euphausiids and baleen whales in the Antarctic (35°E-145°W). *Polar Biol.,* **25**, 135-145.

Murata Y., Sata N. U., Yokoyama M., Kuwahara R., Kaneniwa M., and Oohara I., 2001: Determination of a novel bitter amino acid, pulcherrimine in the gonad of the green sea urchin *Hemicentrotus errimus. Fish. Sci.,* **67**, 341-345.

Murata M. and Nakazoe J., 2001: Production and use of marine algae in Japan. *Jap.Agr.Res.Quart.,* **35(4)**, 281-290.

Murata Y., Yokoyama M., Unuma T., Sata N. U., Kuwahara R., and Kaneniwa M., 2002: Seasonal changes of bitterness and pulcherrimine content in gonads of green sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* at Iwaki in Fukushima Prefecture. *Fish.Sci.,* **68**, 184-189.

Murata Y., M., 2002: Studies on a novel bitter amino acid, pulcherrimine in the green sea urchin gonads. Bull. Fifh. *Res. Agen.* **3**, 31-61.

Musleh U., Ishizaki S., Okazaki E., and Tanaka M., 2002: Near infrared reflectance spectroscopy for determining end-point temperature of heated fish and shellfish meats. *J. Food Sci. Food Agric.,* **82**: 286-292.

Nagai K., Matsuyama Y., Uchida T., Akamatsu S., and Honjo T., 2001: Effect of a natural population of the harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on the survival of the pearl oyster *Pinctada fucata. Fish.Sci.,* **66**, 995-997.

長井　敏，2001: 日本プランクトン学会奨励賞を受賞して．日本プランクトン学会誌，**48(2)**, 135-137.

永延幹男，2001: CCAMLR2000 共同一斉調査の狙いと南極オキアミ資源量の算定．水産資源管理談話会報，**25**, 3-9.

Nagao N., Toda T., Takahashi K., Hamasaki K., Kikuchi T., and Taguchi S., 2001: High ash contents in net-plankton samples from coastal shallow water; Possible source of error in dry weight measurement as zooplankton biomass. *J. Oceanogr.,* **57**, 105-107.

Nagasaki K., Tarutani K., Hamaguchi M., and Yamaguchi M., 2001: Preliminary analysis on a *Heterosigma akashiwo* virus DNA. *Microbes, Environ.,* **16**, 147-154.

中神正康，高津哲也，中屋光裕，高橋豊美，2001: 函館湾におけるマコガレイ仔稚魚の時空間分布．水産海洋研究，**65(3)**, 85-93.

中村孝幸，高木伸雄，中山哲巖，河野　徹，菊地一郎，2001: 減衰波理論に基づく斜波中の波浪境界値問題の解析法とその適用性について．海岸工学論文集，**48**, 781-785.

中村智幸，2001: 聞き取り調査によるイワナ在来個体群の生息分布推定．砂防学会誌，**53(5)** 3-9.

中村義治，寺澤知彦，中村幹雄，三村信男，2001: 宍道湖ヤマトシジミ個体群の水質浄化機能の評価解析．海岸工学論文集，**48**, 1236-1240.

中村義治，金綱紀久恵，磯野良介，三村信男，2001: 生活史に沿った二枚貝個体群の生物機能評価法．海岸工学論文集，**48**, 1231-1235.

中村義治，2002: 水産生物の生息環境の保全・創造のための水産研究の枠組み．沿岸海洋研究，**39(2)**, 101-106.

Nakanishi T., Fischer U., Dijkstra J.M., Koellner B., Aoyagi K., Xia C., Okamura K., Hasegawa Y., Somamoto T., Okamoto N., and Ototake M., 2002: Cytotoxic T cell function in fish. *Dev. Com. Immunol.,* **26**, 131-139.

Nakata K., Koyama S., and Matsukawa,Y., 2001: Interannual variation in spring biomass and gut composition of copepods in the Kuroshio current, 1971-89. *Fish. Oceanogr.,* **10** (**4**), 329-341 .

中田　薫，2001: 動物プランクトンと魚の関係．月刊海洋，**号外27**, 238-243.

中山哲巖，槙本一徳，灘岡和夫，内山雄介，中瀬浩太，島谷　学，星野高士，月館真理雄，2001: 興津湾における広域海藻分布と水理環境に関する現地調査．海岸工学論文集，**48**, 1161-1165.

Ning M. A., Hirayama,T., and Ishikawa K., 2001: An investigation into wave induced drfit forces and motions of very large floating structures. *Proc. Pract. Design Ships Float. Struct.*, PRADS'2001, 187 -195.

Nishikawa J. and Tsuda A., 2001: Feeding of pelagic tunicate *Salpa thompsoni* on flagellates and size-fractionated chlorophyll particles. *PBE,* **48**, 133-135.

西川哲也，宮原一隆，長井　敏，2002: 播磨灘産有害珪藻*Coscinodiscus wailesii* Granの光強度に対する増殖応答．

日本プランクトン学会誌, **49**(**1**), 1-8.

Nohara M., Nishida M., Yamaguchi T., Tomiyama M., Zhang P., Yokoyama H., Manthacitra V., and Nishikawa T., 2001: Mitochondrial DNA variation and genetic relationships of *Branchiostoma* species from the Pacific and Atlantic Oceans. *Zool. Sci.,* **18**, 453-454.

乃万俊文, 明田定満, 奈倉　昇, 2001: 連続成層下における深層水の湧昇技術. 海洋深層水研究, **2**(**1**), 49-55.

Oda T., Sato Y., Kim D., Muramatsu T., Matsuyama Y., and Honjo T., 2001: Hemolytic activity of *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and its possible involvement in shellfish toxicity. *J. Phycol.,* **37**(**4**), 509-516.

Ohkubo N. and Matsubara T., 2002: Sequential utilization of free amino acids, yolk proteins and lipids in developing eggs and yolk-sac larvae in barfin flounder *Verasper moseri*. *Mar. Biol.,* **140**, 187-196.

Ohmaki, S., Saeki K., and Kiyozumi M., 2001: Numerical analysis of a sheet pile mooring wharf having several tie rods. *Proc. Int. Symp. Earth Reinforcement,* **1**, 425-428.

Ohmaki S., Nishizaki T., Nagashima M., and Sakurai S., 2001: Bearing capacity and deformation characteristics of a skirted foundation on soft cohisive ground. *Proc. 3rd Int.Conf. Soft Soil Engineer.,* **1**, 231-236.

Ohta H., 2001: Effects of bicarbonate ions and pH on acquisition and maintenance of potential for motility in ayu spermatozoa. *Aquaculture Res.,* **32**, 385-392.

Ohta H., Kagawa H., Tanaka H., and Unuma T., 2001: Control by the environmental concentration of ions of the potential for motility in Japanese eel spermatozoa. *Aquaculture,* **198**, 339-351.

Ohta H., Kawamura K., Unuma T., and Takegoshi Y., 2001: Cryopreservation of the spermatozoa of the Japanese bitterling *Tanakia limbata* (Cyprinidae). *J. Fish Biol.,* **58**, 670-681.

岡本　誠, 井田　齊, 杉崎宏哉, 2001: 北西太平洋より得られたドクウロコイボダイ科2種の仔稚魚. 魚雑, **48**, 113-119.

Okamoto M., Ida H., Sugisaki H., and Kurita Y., 2002: Larval and juvenile development of the medusafish, *Icichtys lockingtoni* (Perciformes: Centrolophidae), from the northwest Pacific, and a comparison with northeast Pacific larval and juvenile forms. *Ichthyol. Res.,* **49**, 93-96.

Okamura H., Kiyota M., and Hiramatsu K., 2001: Quantitative analysis of paired comparison data using the Bradley-Terry model with a normal distribution. *Jap. J. Biometrics,* **21**(**2**), 1-14.

Okamura H., Matsuoka K., Hakamada T., Okazaki M., and Miyashita T., 2001: Spatial and temporal structure of the western North Pacific minke whale distribution inferred from JARPN sightings data. *J. Cetacean Res. Manag.,* **3**(**2**), 193-200.

岡村雄吾, 秋山秀樹, 斉藤　勉, 2001: 土佐湾における流動環境特性. 水産工学, **38**(**1**) , 93.

Okuda K., Yasuda I., Hiroe Y., and Shimizu Y., 2001: Structure of subsurface intrusion of the Oyashio water into the Kuroshio extension and formation process of the northern Pacific intermediate water. *J. Oceanogr.,* **57**, 121-140.

Okumura Y., Koyama J., Takaku H., and Satoh H., 2001: Influence of organic solvents on the growth of marine microalgae. *Arch. Environ. Contami. Toxicol.,* **41**(**2**), 123-128.

大泉　宏, 渡辺　光, 杢　雅利, 川原重幸, 2001: 西部北太平洋に生息するハダカイワシ科魚類の耳石による種同定. 海洋と生物, **23**(**6**), 626-637.

大森義暢, 八木　宏, 足立久美子, 二平　章, 2001: 鹿島灘沿岸域における栄養塩およびクロロフィルa量の時空間変動. 海岸工学論文集, **48**, 1271-1275.

Ohshima K. I., Mizuta G., Itoh M., Fukamachi Y., Watanabe T., Nabae Y., Suehiro K., and Wakatsuchi M., 2001: Winter oceanographic conditions in the southwestern part of the Okhotsk Sea and theirrelation to sea ice. 日本海洋学会誌, **57**(**4**), 451-460.

Okamoto H. M., Nakayama I., Nagoya, H., and Araki K., 2001: Predicted protein structure of medaka FoxA3 and its expression in polster. *Zool. Sci.,* **18**, 823-832.

Oku H., Ogata H., and Liang X. F., 2002: Organization of the lipoprotein lipase gene of red sea bream *Pagrus najor*. *Comp. Biochem.Physiol.,* **131B**, 775-785.

大関芳沖，木村　量，久保田　洋，石田　実，2001: サンマ仔稚魚採集用の改良型ニューストンネット．水産海洋研究，**65**，1-5.

Ototake M., 2001: Vaccinations of ayu *Plecoglossus altivelis* against coldwater disease and bacterial hemorrhagic ascites. *Fish Pathol.,* **36**, 110.

Patino R., Yoshizaki G., Thomas P., and Kagawa H., 2001: Gonadotropic control of ovarian follicle maturation: the two-stage concept and its mechanisms. *Comp. Biochem. Physiol.,* **129B**, 427-439.

Pinkaew K., Ohtsuka S., Putchakarn S., Chalermwat K., Hanamura Y., and Fukuoka K., 2001: Preliminary survey of mysid fauna in the Gulf of Thailand. *Proc. 11th JSPS. Sem. Mar. Sci.,* 256-273.

Punt A. E., Butterworth, D. S., and Wada, S., 2001: On the use of allele frequency data within a Bayesian framework to evaluate the relative probabilities of alternative stock structure hypotheses for the North Pacific minke whales. *J. Cetacean Res. Manage.,* **2(2)**, 151-158 .

Qin Q., Ototake M., Noguchi K., Soma G., Yokomizo Y., and Nakanishi T., 2001: Tumor necrosis factor alpha (TNF alpha)-like factor produced by macrophages in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss. Fish Shellfish Immunol.,* **11**, 245-256.

Rahman M.H., Kuroda A., Dijkstra J. M., Nakanishi T., and Ototake M., 2002: The outer membrane fraction of *Flavobacterium psychrophilum* induces protective immunity in rainbow trout and ayu. *Fish Shellfish Immunol.,* **12(2)**, 169-179.

崔 淅珍，金 大安，金 東守，2002: 韓国におけるイカ釣り漁業の現状と今後の展望．水工研技法，**24**，1-14.

Saito H. and Kiorboe1 T., 2001: Factors influencing feeding rates of *Sagitta elegans*: prey size, swimming behavior and small scale turbulence. *J. Plankton Res.,* **23**, 1385-1398.

Saito T., Kamimoto M., Miyake A., Yamaha E., Suzuki T., Nakatsuji N., and Nakatsuji T., 2001: Mesoderm formation by isolated and cultivated 8-cell stage blastomeres of the teleost, *Leucopsarion ptersii* (shiro-uo). *Int. J. Dev. Biol.,* **45**, 661-668.

坂西芳彦，宇田川　徹，飯泉　仁，山本正昭，鈴木健吾，2001: ナガコンブの光合成及び生産力と関連した水中の光環境について．藻類，**49**，117-123.

Sakaji H., 2001: Maturation and spawning of the small penaeid shrimp *Metapenaeopsis dalei* in Tosa Bay, Pacific coast of southern Japan. *Fish. Sci.,* **67(3)**, 444-448.

Sakaji H., 2001: Observation of the oocytes of the small penaeid shrimps *Metapenaeopsis aegyptia, M. barbata,* and *M. sinica. Benthos Res.,* **56(2)**, 81-85.

Sano M., Minagawa M., Sugiyama A., and Nakajima K., 2001: Susceptibility of fish cultured in subtropical area of Japan to red sea bream iridovirus. *Fish Pathol.,* **36**, 38-39.

Sano M., Iwakawa H., Suemitsu M., Minagawa M., Rasoariniro J., and Rzafindradoany L., 2002: Brown nodules formed in the appendages of *Penaeus monodon* postolarvae cultured in a hatchery in Madagascar. *Bull. Fish. Res. Agen.,* **3**, 1-6.

Sata N. U., Kuwahara R., and Murata Y.,2002: Synthesis of all isomers of pulcherrimine, a bitter principle in the sea urchin ovary. Tetrahedron Letters, **43**, 115-118.

Sata N. U., Kaneniwa M., Masuda Y., Ando Y., and Iida H., 2002: Fatty acid composition of two species of Japanese freshwater sponges *Heterorotula multidentata* and *Spongilla alba. Fish. Sci.,* **68**, 236-238.

Sato Y., Oda T., Muramatsu T., Matsuyama Y., and Honjo T., 2002: Photosensitizing hemolytic toxin in *Heterocapsa circularisquama*, a newly identified harmful red tide dinoflagellate. *Aquatic Toxicol.,* **56(3)**, 191-196.

Sekino M. and Hara M., 2001: Inheritance characteristics of microsatellite DNA loci in experimental families of Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus. Mar. Biol.,* **3**, 310-315.

Sekino M. and Hara M., 2001: Microsatellite DNA loci in Pacific abalone *Haliotis discus discus* (Mollusca, Gastropoda, Haliotidae). *Mol. Ecol. Notes,* **1**, 8-10.

勢村　均，石田健二，中上　光，林　育夫，2001: 島根県隠岐島島前湾における垂下養殖イワガキの成長．Venus, **60 (1-2)**, 93-102.

Shigeno S., Kidokoro H., Tuchiya K., Segawa S., and Yamamoto M., 2001: Development of the brain in the Oegopsid squid *Todarodes pacificus*: an atlas up to the hatching stage. *Zool. Sci.,* **18**, 537-542.

Shigeno S., Kidokoro H., Goto T.,Tuchiya K., and Segawa S., 2001: Early ontogeny of the Japanese common squid *Todarodes pacificus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) with special reference to its characteristics morphology and ecological significance. *Zool., Sci.,* **18**, 1011-1026.

Shigeno S., Kidokoro H., Tuchiya K., Segawa S., and Yamamoto M.,2001: Development of the brain in the Oegopsid squid *Todarodes pacificus*: an atlas from hatching to juvenile. *Zool. Sci.,* **8**, 1081-1096.

Shima T., Yamamoto T., Furuita H., and Suzuki N., 2001: A comparative study of self-feeders and automatic feeders on the growth performance of rainbow trout fry. *Aquacult. Res.,* **32**, **suppl.1**, 142-146.

島田裕之，2001: 鯨類における音響調査技術の現状と展望．海洋と生物，**24**, 63-66.

島谷　学，中瀬浩太，中山哲巌，太田雅隆，月館真理雄，星野高士，内山雄介，灘岡和夫，2001: 人工リーフ設置による外力場の変化とアマモ分布条件との関係について．海岸工学論文集，**48**, 1156-1160.

Shimizu Y., Ichiro Y., and Ito S., 2001: Distribution and circulation of the coastal Oyashio intrusion. *J. Phys. Oceanogr.,* **31**, 1561-1578.

Shinada A., Ikeda T., Ban S., and Tsuda A., 2001: Seasonal dynamics of planktonic food chains in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *J. Plankton Res.,* **23**(**11**), 1237-1247.

Smith P. J., Griggs L., and Chow S., 2001: DNA identification of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) in the New Zealand fishery. *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.,* **35**, 843-850.

Sudo H. and Azeta M., 2001: The microhabitat and size of bammarid species salectively predated by young red sea bream *Pagrus major. Fish. Sci.,* **67**(**3**), 389-400.

Sugisaki H., Bailey K. M., and Brodeur R. D., 2001: Development of the escape response in larval walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Mar.Biol.,* **139**(**1**), 19-24.

Suzuki J., 2001: MHLC-evaluation and comment. *Pelagic Fish. Res. Program,* **6**(**2**), 10-12.

Suzuki N., Suzuki T., and Kurokawa T., 2001: Cloning of a calcitonin-related peptide from genomic DNA and its mRNA expression in flounder, *Paralichthys olivaceus. Peptides,* **22**, 1435-1438.

Suzuki T., Mackenzie L., Stirling D., and Adamson J., 2001: Conversion of pectenotoxin-2 to pectenotoxin-2 seco acid in the New Zealand scallop, *Pecten novaezelandize. Fish. Sci.,* **67**(**3**), 506-510.

Suzuki T. and Mitsuya T., 2001: Comparison of dinophysistoxin-1 and esterified dinophysistoxin-1 (dinophysistoxin-3) contents in the scallop *Patinopecten yessoensis* and the mussel *Mytilus galloprovincialis. Toxicon,* **39**(**6**), 905-908.

Suzuki T., Mackenzie L., Stirling D., and Adamson J., 2001: Pectenotoxin-2 seco acid: a toxin converted from pectenotoxin-2 by the New Zealand Greenshell mussel, *Perna canaliculus. Toxicon,* **39**(**4**), 507-514.

Suzuki T., Srivastava A.S., and Kurokawa T., 2001: cDNA cloning and phylogenetic analysis of pancreatic serine proteases from Japanese flounder *Paralichthys Olivaceus. Comp. Biochem. Physiol.,* **131B**, 63-70.

Suzuki T., Kurokawa T., and Srivastava A. S., 2001: Induction of bent cartilaginous skeletons and undulating notochord in flounder embryos by disulfiram and α, α'-dipyridy1. *Zool. Sci.,* **18**, 559-565.

多田　稔，2001: 日本における水産物の需要動向と内外価格の連動性．漁業経済研究，**46**, 53-76.

Tada M., Uozumi Y., and Ota S., 2002: Analysis of factors determining decreasing trend of bigeye tuna resource in the Indian Ocean. OECD workshop at the OECD Fisheries Committee, 1-13 .

田口晴邦，石田茂資，渡辺　巌，沢田博史，辻本　勝，山越康行，馬　寧，2001: 漁船「第五龍寶丸」転覆事故要因に関する検討．日本造船学会論文集，**190**, 217-225.

Takada Y., 2001: Activity patterns of the herbivorous gastropod *Monodonta labio* on a boulder shore at Amakusa, Japan. Venus, **60**, 15-25.

Takada Y., 2001: Comparison of the activity patterns of nine molluscan grazers on a boulder shore at Amakusa, Japan. Venus, **60**, 157-172.

Takagi M., Okamura T., Chow S., and Taniguchi N., 2001: Preliminary study of albacore (*Thunnus alalunga*) stock differentiation inferred from microsatellite DNA analysis. *Fish. Bull.,* **99**(**4**), 697-701.

高木伸雄，佐伯公康，2001: 漁港における就労環境の調査・評価手法に関する考察．水研センター研報，**1**, 39-57.
高木儀昌，蓮尾泰三，花井正次，木村光一，2001: 高層魚礁の開発と実用化．水産工学，**38(2)**, 139-144.
高木儀昌，森口朗彦，伊藤　靖，石岡　昇，新井健次，2002: 山口県における高層魚礁の調査結果．水工研技法，**24**, 31-41.
Takahashi K. and Kawaguchi K., 2001: Nocturnal occurrence of the swimming crab, *Ovalipes punctatus* in the swash-zone of a sandy beach, northeastern Japan. *Fish. Bull.* **99**, 510-515.
高橋紀夫，2001: 個体群管理の発想を普及させよう．個体群生態学会報，**58**, 15-16.
Takayanagi K., 2001: Acute toxicity of waterborne Se(Ⅳ), Se(Ⅵ), Sb(Ⅲ), and Sb(V) on red seabream (*Pargus major*). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.,* **66**, 808-813.
高柳和史，坂見知子，2002: 沿岸海域の重金属汚染モニタリングに向けた指標生物候補としての二枚貝の特性－総説－水研センター研報，**2**, 35-46.
Takeyama H., Chow S., Tuzuki H., and Matsunaga T., 2001: Mitochondrial DNA sequence variation within and between *Thunnus* tuna species and its application to species identification. *J. Fish Biol.,* **58(6)**, 1646-1657.
瀧　憲司，2002: ツノナシオキアミ漁業の変遷及び漁況の特徴について．水研センター研報，**3**, 7-26.
玉置　仁，寺脇利信，2001: アマモの天然群落と移植群落における季節消長の比．藻類，**49**, 195-197.
玉置泰司，2002: 我が国沿海市町村の類型化による活性化方策の検討．漁業経済研究，**46(2)**, 1-22.
玉置泰司，2002: 観光底びき網の実施状況について．月刊漁業経営，**40(2)**, 13-15.
Tanabe T., 2001: Feeding habits of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* and other tuna *Thunnus* spp. juveniles in the tropical western Pacific. *Fish. Sci.,* **67(4)**, 563-570.
田邊智雄，2001: 西部北太平洋熱帯域におけるカツオの初期生態に関する研究．水研センター研報，**3**, 63-132.
Tanaka H., Kagawa H., and Ohta H., 2001: Production of leptocephali of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in captivity. *Aquaculture,* **201**, 51-60.
田中博之，2001: バイオテレメトリーによるアカイカの行動追跡．海洋と生物，**23(6)**, 533-539.
寺崎　誠，浜口昌巳，薄　浩則，石岡宏子，2001: 画像解析システムを用いた二枚貝幼生の自動識別法の試み．日仏海洋学会誌，**39(2)**, 87-93.
寺脇利信，新井章吾，2001: 藻場の景観模式図 7．千葉県館山市坂田地先．藻類，**49**, 131-135.
寺脇利信，新井章吾，2001: 藻場の景観模式図 8．広島湾奥部の大野瀬戸・亀瀬．藻類，**49**, 199-201.
寺脇利信，2002: お掃除フリーの海藻栽培水槽の試み 2．ヒジキの生育．海苔と海藻，**62**, 34-39.
友定　彰，2001: 動物プランクトン研究への期待．月刊海洋，**号外27**, 226-237.
豊川雅哉，2001: クラゲ類・クシクラゲ類の生物量と食物網．月刊海洋，**号外27**, 166-172.
Tsuda A., Saito H., and Kasai H., 2001: Geographical variation of body size of *Neocalanus cristatus, N. plumchrus* and *N. flemingeri* in the subarctic Pacific and its marginal seas: Implication of the origin of large form *N. flemingeri* in Oyashio area. *J. Oceanogr.* **57(3)**, 341-352.
澤田浩一，2002: 魚のターゲットストレングスの高精度推定に関する研究．水研センター研報，**2**, 47-122.
辻野　睦，Decamp O.，有馬郷司，小谷祐一，神山孝史，内田卓志，2001: 有毒渦鞭毛藻*Alexandrium*属増殖期の広島湾における本属シストの分布とベントス群集および底質環境の変化との関係．日水誌，**67(5)**, 850-857.
Uchida D., Yamashita M., Kitano T., and Iguchi T., 2002: Oocyte apoptosis during the transition from ovary-like tissue to testis during sex differentiation of juvenile zebrafish. *J. Exp. Biol.,* **205**, 711-718.
内田卓志，本城凡夫，松山幸彦，2001: 三重県五ヶ所湾における*Gymnodinium mikimotoi*の消長と物理・化学的要因及び生物学的要因との関係について．日本プランクトン学会誌，**48**, 104-110.
Uchida T., 2002: The role of cell contact in the life cycle of some dinoflagellate species. *J. Plankton Res.,* **23**, 889-891.
Uchikawa K., Yamamura O., and Sakurai Y., 2001: Feeding habits of the mesopelagic fish *Gonostoma gracile* in the northwestern North Pacific. *J. Oceanogr.* **57**, 509-517.
Udagawa M. and Murai, T., 2001: Content of phylloquinone and menaquinon in the tissues of mummichog *Fundulus heteroclitus* fed diets containing different forms of vitamine K. *J. Nutri. Sci. Vitaminol.,* **47**, 91-95.

上野大介，高橋　真，田辺信介，池田久美子，小山次朗，山田　久，2001: 季節，サイズおよび生息深度によるムラサキイガイ中有機塩素化合物蓄積濃度の変動．日水誌，**67(5)**, 887-893.

Unuma T., Okamoto H., Konishi K., Ohta H., and Mori K., 2001: Cloning of cDNA encoding vitellogenin and its expression in red sea urchin, *Pseudocentrotus depressus*. *Zool. Sci.*, **18**, 559-565.

Venkateswaran K., Satomi M., Chung S., Kern R., Koukol R., Basic C., and White D., 2001: Molecular microbial diversity of a spacecraft assembly facility. *Syst. Appl. Microbiol.*, **24**, 311-320.

Visser A. W., Saito H., Saiz E., and Kiorboe T., 2001: Observations of copepod feeding and vertical distribution under natural turbulent conditions in the North Sea. *Mar. Biol.*, **138**, 1011-1019.

渡部俊広，廣瀬太郎，2001: 曳航式深海用ビデオカメラによるズワイガニの生息密度の推定．日水誌，**67**, 640-646.

Watababe T., Hirai M., and Yamada H., 2001: High-salinity intermediate water of the Japan Sea in the eastern Japan Basin. *J. Geophys. Res.*, **106(C6)**, 11437-11450.

Watanabe T., 2002: Method to estimate the population of the snow crab *Chionoecetes opolio* using a deep-sea video monitoring sysytem on a towed slegde. *Jap. Agri. Res. Quart.*, **36(1)**, 51-57.

Walker C. W., Unuma T., McGinn N. A., Harrington L. M., and Lesser M. P., 2001: Reproduction of sea urchins, Edible Sea Urchins Biology and Ecology (J. M. Lawrence ed.), pp.5-26.

渡邊千夏子，小林憲一，川端　淳，梨田一也，2002: マサバとゴマサバの年齢と成長．水産海洋研究，**66(4)**, 202-204.

Yabu T., Kishi S., Okazaki T., and Yamashita M., 2001: Characterization of zebrafish caspase-3 and induction of apoptosis through ceramide generation in fish FHM cells and zebrafish embryos. *Biochem. J.*, **360**, 39-47.

Yabu T., Todoriki S., and Yamashita M., 2001: Stress-inducted apoptosis by heat shock, UV and γ-ray irradiation in zebrafish embryos detected by increased caspase activity and whole-mount TUNEL staining. *Fish. Sci.*, **67**, 333-340.

Yada T. and Azuma T., 2002: Hypophysectomy depresses immune functions of the rainbow trout. Comp. *Physiol. Biochem.*, **131C**, 93-100.

山田陽巳，2001: アーカイバルタグによるクロマグロ幼魚の行動生態の解明．海洋と生物，**23(6)**, 540-546.

Yamaguchi M., Itakura S., and Uchida T., 2001: Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the "novel red tide" dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). *Phycologia*, **40**, 313-318.

山本　潤，明井崇子，Bower J. R.，後藤常夫，中村好和，増田紳哉，桜井泰憲，2001: スルメイカ幼生調査用ネットの網目による受精卵・ふ化幼生の保持状態の検討．日水誌，**67(3)**, 497-499.

Yamamoto T., Mochioka N., and Nakazono A., 2001: Riverine movements, growth, and biomass of *Anguilla marmorata* in a nouthern distribution area, Yakushima Island, Japan. *Proc. Int. Symp. Adv. Eel Biol.*, **1**, 134-136.

Yamamoto, T., Shima T., Furuita H., Suzuki N., Sanchez-Vazquez F. J., and Tabata, M., 2001: Self-selection and feed consumption of diets with a complete amino acid composition and a composition deficient in either methionine or lysine by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aqua. Res.*,**32,Suppl.1**, 83-91.

Yamamoto T., Konishi K., Shima T., Furuita H., Suzuki N., and Tabata M., 2001: Influnce of dietary fat and carbohydrate levels on growth and body composition of rainbow trout *Oncorhyncus mykiss* under self-feeders condition. *Fish. Sci.*, **67**, 221-227.

Yamamoto T., Shima T., Furuita H., Shiraishi M., Sanchez-Vazquez F. J., and Tabata M., 2001: Influnce of decreasing water temparature and shortening of the light phase on macronutrient self-selection by rainbow trout (*Oncorhyncus mykiss*) and common carp (*Cyprinus carpio*). *Fish. Sci.*, **67**, 420-429.

Yamamura O., Yabuki K., Shida O., Watanabe K., and Honda S., 2001: Spring cannibalism on 1-year walleye pollock in the Doto area, northern Japan: is it density dependent?. *J. Fish Biol.*, **59**, 645-646.

山下俊彦，高橋和寛，赤池章一，桑原久実，2001: 転石帯を含む岩礁域での波浪・水温の経年変化に伴う海藻分布変動．海岸工学論文集，**48**, 1166-1170.

Yamashita Y., Tanaka M., and Miller J. M., 2001: Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery ground. *J. Sea Res.*, **45(3-4)**, 205-218.

Yamashita Y., Okumura T., and Yamada H., 2001: Intersexuality in *Acanthomysis mitsukurii* (Mysidacea) in Sendai Bay, northeastern Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **48**(**2**), 128-132.

Yokota K., Fujimori Y., Shiode D., and Tokai T., 2001: Effect of thin twine on gillnet size-selectivity analyzed with the direct estimation method. *Fish. Sci.*, **67**(**5**), 851-856.

Yoshida G., Yoshikawa K., and Terawaki T., 2001: Artificial seedlings of *Sargassum macrocarpum* developed from adventive embryos. *Fish. Sci.*, **67**, 352-354.

Yoshida G., Yoshikawa K., and Terawaki T., 2001: Growth and maturation of two populations of *S. horneri* (Fucales, Phaeophyta) in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea. *Fish. Sci.*, **67**, 1023-1029.

吉田吾郎，吉川浩二，内村真之，寺脇利信，2001: 一年生ホンダワラ類アカモク冷蔵種苗の成長と成熟．藻類，49, 177-184.

吉村　拓，2001: イセエビ*Panulirus japonicus*の水産生物学的研究．月刊海洋，**号外26**, 230-234.

Yoshinaga T., Tsutsumi N., Shima T., Kamaishi T., and Ogawa K., 2001: Experimental infection of southern flounder *Paralichthys lethostigma* with *Neoheterobothrium hirame* (monogenea: Diclidophoridae). *Fish Path..*, **36**, 237-239.

Yoshinari H., Yasuda I., Ito S., Firing E., Matsuo Y., Katoh O., and Shimizu Y., 2001: Meridional transport of the north Pacific intermediate water in the Kuroshio-Oyashio interfrontal zone. *Geophys. Res. Letters,* **28**, 3445-3448.

谷津明彦，三谷卓美，渡邊千夏子，2001: マサバ太平洋系群の資源評価とABC．水産海洋研究，**65**: 207-208.

Yatsu A., Nishida H., Ishida, M., Tomosada A., and Wada T., 2001: Trajectories of catch and stock abundance of dominant small pelagic fishes and common squid with some related environmental indices around Japan. *PICES Sci. Rep.,* **18**, 175-178.

Yatsu A., 2002: Small pelagics in the northwestern Pacific Ocean. *GLOBEC Spec. Contr.,* **5**, 39-42.

Yatsu A., 2001: Ecosystem modeling, monitoring, and Japanese studies relevant to the Western Subarctic Gyre and Kuroshio-Oyashio Transition. *PICES Sci. Rep.,* **17**, 21-24.

横山　寿，坂見知子，2002: 五ヶ所湾魚類養殖場における環境基準としての酸素消費速度の検討．日水誌，**68**, 15-23.

Yoshinaga T., Kamaishi T., Ikeda H., and Sorimachi M., 2001: Experimental Recovery from anemia in Japanese flounder challenged with the monogenean *Neoheterobothrium hirame. Fish Path.*, **36**, 221-227.

銭谷　弘，2001: カタクチイワシの資源増加の経過と特徴．日水誌，**67**, 1125-1126.

Zenitani H., Tsujino K., Saiura K., and Kato T., 2001: Interannual fluctuations in recruitment and egg production of Japanese sardine in the Seto Inland Sea. 水産海洋研究，**65**, 145-153.

銭谷亮子，加藤秀弘，2001: 耳垢栓を用いたヒゲクジラ類の年齢査定技術南半球産ミンククジラを例として．海洋と生物，**23**(**4**), 383-388.

Zhang Q., Nakayama I., Fujiwara A., Kobayashi T., Oohara I., Masaoka T., Kitamura S., and Devlin R. H., 2001: Sex identification by male-specific growth hormone pseudogene (GH-Ψ) in *Oncorhynchus masou* complex and a related hybrid. *Genetica,* **111**, 111-118.

Zou J., Wang T., Hirono I., Aoki T., Inagawa H., Honda T., Soma G., Ototake M., Nakanishi T., and Secombes C. J., 2002: Differential expression of two tumor necrosis factor genes in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss. Dev. Com. Immunol.,* **26**, 161-172.

水産総合研究センター研究報告
Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会
編集委員長　井上　潔
編集委員　原　一郎，奥田邦明，中野　広，山澤正勝，石塚吉夫，關　哲夫，
芦田勝朗，中添純一，山越康行

平成15年3月31日　発　行

発　行　所　独立行政法人　水産総合研究センター
〒236-8648　神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4
Fisheries Research Agency
Fukuura 2-12-4, Kanazawa-ku, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan
http://www.fra.affrc.go.jp

発　行　者　畑中　寛

印　刷　所　株式会社 シーケン

ISSN 1346-9894

BULLETIN OF
FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 7
March 2003

Bull.Fish.Res.Agen.

CONTENTS

Original Paper

Biological investigation on two types of bill internal structure of swordfish (*Xiphias gladius*) and genetic differentiation between the North and South Atlantic stocks

Kenji NOHARA, Hiroshi OKAMURA, Motoki NAKADATE,
Kazuhiko HIRAMATSU, Nobuaki SUZUKI, Makoto OKAZAKI and Seinen CHOW 1

Temporal variation of surface wind-drifted current observed by drifting buoys in the East China Sea

Kosei KOMATSU and Kiyoshi KAWASAKI 14

Doctoral Thesis

Physiological and ecological studies on harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* - I Elucidation of environmental factors underlying the occurrence and development of *H. circularisquama* Red Tide

Yukihiko MATSUYAMA 24

List of theses contributed by F.R.A. activies in FY2001 106